FLORA

ODER ALLGEMEINE BOTANISCHE ZEITUNG

HERAUSGEGEBEN VON

DR. O. RENNER

PROFESSOR AN DER UNIVERSITÄT JENA

NEUE FOLGE. 32. BAND

DER GANZEN REIHE 132. BAND

ERSTES HEFT

MIT 20 ABBILDUNGEN IM TEXT

Nachlaß von Prof. N. Malta

JENA

VERLAG VON GUSTAV FISCHER

1937

Flora. N. F. Band 32	Heft 1	S. 1—124, Jena, 3. 8. 1937

Inhaltsverzeichnis.

Seite

PFEIFFER, MARTIN, Die Verteilung der osmotischen Werte im Baum im Hinblick auf die Münchsche Druckstromtheorie. Mit 7 Kurven im Text . . . . . 1—47

WUNDERLICH, ROSALIE, Zur vergleichenden Embryologie der Liliaceae-Scilloideae. Mit 11 Abbildungen im Text . . . . . 48—90

DRAWERT, HORST, Das Verhalten der einzelnen Zellbestandteile fixierter pflanzlicher Gewebe gegen saure und basische Farbstoffe bei verschiedener Wasserstoffionenkonzentration. Mit 2 Abbildungen im Text . . . . . 91—124

Die „Flora" erscheint zwanglos in einzeln berechneten Heften. Je 4 Hefte bilden einen Band. Im Jahre 1937 wird ein Band ausgegeben, dessen Gesamtpreis RM 40.— nicht überschreiten wird.

Manuskripte in deutscher Sprache, völlig druckfertig in Maschinenschrift, sind zu richten an Prof. Dr. O. Renner, Jena, Botanisches Institut.

Äußerste Kürze wird allen Mitarbeitern zur Pflicht gemacht. Tabellen und Abbildungen sind auf das unumgänglich Nötige zu beschränken.

Verfassernamen sind dort, wo sie im Druck hervorgehoben werden sollen — nicht grundsätzlich, z. B. nicht bei öfterer Wiederholung — gerade zu unterstreichen, lateinische Namen sind gewellt zu unterstreichen. Die Texte zu den Abbildungen sind auf besonderem Blatt gesammelt beizugeben.

Verlag von Gustav Fischer in Jena

Pflanzengeographie

auf physiologischer Grundlage

von

Dr. A. F. W. Schimper

weil. o. ö. Professor der Botanik an der Universität Basel

Dritte, neubearbeitete und wesentlich erweiterte Auflage

herausgegeben von

Dr. F. C. von Faber

o. ö. Professor der Botanik an der Universität München

Zwei Bände

Mit 614 Abbildungen im Text und auf Tafeln und 3 geogr. Karten

XX, XVI, 1612 S. gr. 8° 1935 Rmk 90.—, geb. 97.—

Zeitschrift f. Botanik. Bd. 28 (1935), Heft 12: . . . In dem neuen „Schimper" besitzen wir nun wieder „das" große Handbuch der Pflanzengeographie, das dem Forscher eine zuverlässige Auskunft über den Stand der einzelnen Gebiete vermittelt. . . .

Uneingeschränktes Lob verdient die neue Illustrierung mit über 600 äußerst instruktiven und erstklassig reproduzierten Abbildungen, darunter viele bisher nicht veröffentlichte Vegetationsaufnahmen des Verf.s und anderer Pflanzengeographen aus ihren speziellen Arbeitsgebieten. Verf. und Verleger haben uns so einen glänzenden Bilderatlas der Pflanzengeographie geschaffen, dessen Betrachtung schon allein eine Fundgrube pflanzengeographischer Anschauung und Wissens bildet. . . . O. Stocker.

Frankfurter Zeitung. 1935, 24. März: . . . Wer die Vegetation der Erde kennenlernen und ihre Eigenarten verstehen will, wird zu diesem musterhaft ausgestatteten Buche greifen, dem sich in deutscher Sprache keines zur Seite stellen läßt. Schmucker.

Archiv der Pharmacie. 1935, Nr. 4: . . . Mit dem auf den gegenwärtigen Stand des Wissens erhobenen neuen Schimper besitzen wir wieder ein modernes Werk über die Vegetation der Erde, das in der Weltliteratur dieses Gebietes an Gehalt des Textes und an Wert der illustrativen Ausstattung die erste Stelle einnimmt. Jeder, der an der Pflanzenwelt und ihrer Gestaltung auf der Erde Anteil nimmt, wird das Buch mit Freude und mit bleibendem Gewinn benutzen. L. Diels, Berlin-Dahlem.

428
Nachlaß von Prof. N. M
585

Die Verteilung der osmotischen Werte i[illegible] im Hinblick auf die Münchsche Druckstromtheorie[1].

Von **Martin Pfeiffer.**

(Aus dem Botanischen Institut der Forstlichen Hochschule Tharandt.)

Mit 7 Kurven im Text.

Einleitung.

Das Kernstück der von Münch (1930) aufgestellten Druckstromtheorie, deren allgemeine Entwicklung sich an dieser Stelle erübrigt, kann mit Münchs Worten so zusammengefaßt werden, daß „die Wanderstoffe automatisch von den Orten der Erzeugung zu den Orten des Verbrauchs oder der Speicherung getrieben werden, und zwar durch hydraulischen Druck. Die Triebkraft der Strömung ist die mechanische Druckdifferenz zwischen Erzeugungs- und Verbrauchsort, die im allgemeinen hergestellt wird durch die einseitige Erzeugung und anderseitige Umwandlung der osmotisch wirksamen Bildungsstoffe“ (Münch 1930, S. 78). Zur Feststellung der mechanischen Druckdifferenz genügt es, wie Münch (1930) und später auch Frey-Wyßling (1932) hervorgehoben haben, lediglich die Konzentration der osmotisch wirksamen Stoffe an Bildungs- und Verbrauchsorten, d. h. ihre O_n-Werte, zu bestimmen. Da in der Literatur Angaben über derartige Untersuchungen nur sehr spärlich und lückenhaft vorhanden sind (vgl. hierzu Münch 1930, S. 41/43), wurde mir von Herrn Prof. Dr. E. Münch die Aufgabe gestellt, die osmotischen Werte in der Pflanze im Hinblick auf die Druckstromtheorie näher zu untersuchen.

Hierzu schien zunächst die Untersuchung von Siebröhrensaft und der Vergleich seines osmotischen Wertes mit dem der Blätter besonders geeignet; kann doch Siebröhrensaft ohne Schwierigkeit unverändert gewonnen und sein osmotischer Wert kryoskopisch leicht genau bestimmt werden. Seine Untersuchung verspricht somit guten Einblick in die osmotischen Verhältnisse der Pflanze zu geben, so wie ihn kaum eine andere Methode gestattet, weder die kryoskopische Untersuchung von Pflanzenpreßsäften, die stets Mittelwerte für ganze Pflanzen oder Pflanzenteile liefert, noch die plasmolytische Methode, deren Ergebnisse durch zahlreiche Fehlerquellen (Blagowestschensky 1928, Oppenheimer 1932) noch unsicher scheinen.

Außer der Untersuchung des Siebröhrensafts schien zur Prüfung der Münchschen Druckstromtheorie besonders der Vergleich von ausgewachsenen, assimilierenden Blättern mit jungen, wachsenden Blättern von Johannistrieben oder mit wachsenden Früchten, sowie der Vergleich von Kotyledonen und wachsenden Wurzel- und Sproßteilen junger Keimlinge geeignet.

Die experimentellen Untersuchungen dieser Arbeit wurden im Sommer und Herbst des Jahres 1932 ausgeführt, nach ihrer Beendigung wurden die Ergebnisse

1) Erschienen als Dissertation der Technischen Hochschule Dresden.

in groben Umrissen durch eine vorläufige Mitteilung veröffentlicht (Pfeiffer 1933). Wegen Versetzung und anderweitiger Beanspruchung des Verfassers konnte die endgültige Auswertung des gesammelten Materials leider erst jetzt erfolgen. Inzwischen sind auch von anderen Forschern die osmotischen Verhältnisse in der Pflanze im Hinblick auf die Münchsche Druckstromtheorie näher untersucht worden, so von Dixon und Gibbon (1932) und von Curtis und Scofield (1933). Die Veröffentlichungen dieser Forscher erschienen, als die vorliegende Arbeit experimentell bereits abgeschlossen war. Ihre Ergebnisse stimmen zum Teil nicht ganz mit meinen Beobachtungen überein; wir werden uns daher später mit ihnen näher auseinanderzusetzen haben.

Eingehende Darstellung der sonstigen sehr umfangreichen Literatur über Saftströmung dürfte sich im Rahmen dieser Arbeit erübrigen, da sie von Münch (1930), zum Teil auch von Walter (1931) und in verschiedenen Sammelreferaten (Huber 1933, 1935, 1936) ausführlich besprochen worden ist. Soweit erforderlich, werde ich bei der Darstellung meiner Untersuchungen näher auf sie eingehen.

I. Material und Methode.

Die Siebröhrensaftuntersuchungen wurden an mehr als 100 verschiedenen Exemplaren von *Quercus rubra* ausgeführt, zum Vergleich in einigen Fällen auch an *Castanea vesca*, *Tilia parvifolia* und *Acer platanoides*, vereinzelt an *Robinia pseudacacia*, *Acer pseudoplatanus*, *Quercus sessiliflora*, *Quercus pedunculata* und *Fagus silvatica*.

Die Bäume Nr. 1 bis 86 von *Quercus rubra*, sowie das Material von *Tilia parv.*, *Acer pseudoplat.* und *platanoides* stammen aus einem frohwüchsigen, etwa 50jährigen Bestand am Südhang des Weißeritztales über dem Bahnhof Tharandt (Abt. 61 de des Tharandter Reviers). Der Bestand stockt auf einem steinhaltigen, lehmigen Sandboden, einem nachschaffenden Gneisverwitterungsboden (gn_a der Crednerschen geologischen Spezialkarte), der trotz der Südexposition nicht allzu trocken erscheint. Die Bodenflora besteht zum Teil aus *Sambucus nigra*, *Rubus idaeus*, *Circaea lutetiana* und ähnlichen Pflanzen, die auf einen guten, tätigen Standort hinweisen. Die Bäume Nr. 100 bis 111 von *Quercus rubra* stammen aus einem etwa 20jährigen Bestand an Cottas Grab (Abt. 8 t des Tharandter Reviers) auf dem Rücken des Tharandter quarzarmen Porphyrs (P_0 der Crednerschen geologischen Spezialkarte); der Boden ist ein steiniger, grusig-lehmiger Sandboden, der Standort infolge seiner ebenen Hochlage ziemlich trocken.

Die Bäume Nr. 112 bis 125 von *Quercus rubra*, sowie die Exemplare von *Quercus sessiliflora*, die zur Siebröhrensaftuntersuchung verwendet wurden, stammen aus einem ganz ähnlichen Bestand, der unweit des vorigen am oberen Forstgartentor (Abt. 18 a des Tharandter Reviers) auf fast gleichem Standort stockt. Der Boden ist sanft nach Osten geneigt und in der Wasserführung vielleicht etwas günstiger als der vorige.

Die zur Preßsaftbestimmung verwendeten Keimlinge wurden in einem 80 bis 90jährigen Altholz an den „Dreizehn Drehen“ (Abt. 18 cb des Tharandter Reviers) von einem frischen Osthang eines nachschaffenden, steinigen, lehmig-sandigen Quarzporphyrverwitterungsbodens gesammelt. Bei einem Laboratoriumversuch wurden Keimlinge selber erzogen aus Eicheln, die vom Vorjahr unter Wasser überwintert worden waren. Die Eicheln haben bei dieser Aufbewahrung eine ausgezeichnete Keimfähigkeit behalten.

Alles übrige Material, das in der vorliegenden Arbeit untersucht wurde, entstammt dem Forstgarten in Tharandt, der auf einer vorspringenden Nase des Tharandter Quarzporphyrs (P der Crednerschen geologischen Spezialkarte) angelegt ist. Die Standortsbedingungen sind hier je nach Exposition, Wasserführung usw. sehr unterschiedlich; wir wollen im einzelnen jedoch nicht näher darauf eingehen, da es sich bei diesen Versuchen nicht um vergleichende Untersuchungen handelt.

Zur Bestimmung des osmotischen Wertes von Pflanzengeweben wurde die kryoskopische Untersuchung von Preßsäften angewendet. Bei der Untersuchung von Blättern wurden — soweit im Einzelfall nicht anders angegeben — Blattstiele und, soweit eine Auslösung der Hauptblattrippen ohne Verdunstungsverlust bei den einzelnen Pflanzenarten erfolgen konnte, auch Hauptblattrippen nicht mit verarbeitet, da nach Möglichkeit nur der osmotische Wert des assimilierenden Blattgewebes bestimmt und eine Verdünnung des Preßsaftes durch das in den Leitungsbahnen vorhandene Wasser vermieden werden sollte. Zwar hat neuerdings Buhmann (1935) an Blättern von *Pelargonium* und Franke (1936) an Blättern von *Fraxinus* und *Robinia* keinen nennenswerten Einfluß der Blattrippen auf den osmotischen Wert der Blätter feststellen können; Buhmann gibt aber selbst an, daß diese Ergebnisse nicht verallgemeinert werden können, worauf z. B. die Unterschiede zwischen Stengel und Nadeln von *Picea*, wie sie Thren (1934) mit 8 Atm. und Franke (1936) mit 0,8 bis 1,0 Atm. feststellen konnten, hinweisen.

Die von mir ausgeführten vergleichenden Untersuchungen sind in Tabelle 1 zusammengestellt. Sie lassen bei den untersuchten Pflanzen deutlich einen Einfluß der Blattrippen auf den osmotischen Wert des Preßsaftes der Blätter erkennen; dabei legt das Beispiel von *Quercus rubra* die Vermutung nahe, daß der Einfluß der Blattrippen um so größer ist, je mehr die Blätter den Charakter von Lichtblättern haben. Es erscheint daher nicht verwunderlich, daß Buhmann bei *Pelargonium* keinen wesentlichen Einfluß der Blattrippen auf den Preßsaft der Blätter feststellen konnte. Daß es sich bei den in Tabelle 1 angeführten Werten tatsächlich um den Einfluß des in den Blattrippen vorhandenen Wassers und nicht etwa um Verdunstungsverluste oder den Einfluß eines Wundreizes bei der Probenahme handelt, geht aus der Bestimmung des osmotischen Wertes der Blattrippen selbst hervor. Auch erfolgte das Ausreißen der Hauptrippen bei großen Blattspreiten so schnell, daß ein nennenswerter Verdunstungsverlust nicht möglich erscheint. Bei Lindenblättern konnte eine Entfernung der Blattrippen wegen der Gefahr größerer Verdunstungsverluste nicht vorgenommen werden, ebenso bei allen noch wachsenden Teilen von Johannistrieben. Bei *Robinia* und *Fraxinus* wurden nur die Fiederblättchen verwendet.

Die weitere Verarbeitung der genannten Proben erfolgte nach der von Walter in Abderhaldens Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden (1931) ausführlich beschriebenen Methode.

Das Abtöten der Pflanzenteile geschah durch 15 Minuten langes Erhitzen auf 100° C im Dampftopf, das Auspressen unter Anwendung eines Druckes von ca. 200 Atm. Beim Auspressen der Gewebe von *Quercus* und *Castanea* trat durch Gerbstoffällung eine mehr oder weniger intensive Farbreaktion auf. Walter (1931) hat jedoch gezeigt, daß die dadurch bedingte Veränderung des osmotischen Wertes innerhalb der Fehlergrenzen liegt. Zur Gefrierpunktsbestimmung des Preßsaftes wurde ein Kryoskop nach Drucker-Burian verwendet, dessen in $^1/_{50}$° C eingeteiltes Thermometer die Schätzung der Temperatur auf 0,002° C gestattete; die osmotischen

Tabelle 1. Versuche über den Einfluß der Blattrippen auf den osmotischen Wert des Preßsaftes der Blätter.

Datum 1932	Versuchspflanze		Osm. Wert (Atm.)	Wassergehalt (%)
26. 7.	*Prunus serotina* Blätter....	ohne Rippen	24,6	57,9
		mit „	22,6	60,2
6. 6.	*Fagus silvatica* Blätter.....	ohne „	14,7	63,8
		mit „	13,1	63,8
26. 7.	*Quercus pedunculata* Blätter	ohne „	16,8	57,1
		mit „	15,2	57,7
9. 8.	*Quercus rubra* Erste Blätter v. Keimlingen	ohne „	12,0	74,5
		mit „	11,7	74,7
23. 8.	Lichtblätter v. Baum 19..	ohne „	20,6	53,4
		mit „	17,2	55,3
28. 9.	Lichtblätter v. Baum 69..	ohne „	17,8	53,9
		mit „	16,5	54,9
	Rippen		13,7	63,8
18. 8.	Untere Lichtblätter v. Baum 11	ohne Rippen	13,6	64,3
		mit „	11,6	62,6
18. 8.	Schattenblätter v. Stockausschlägen v. Baum 14..	ohne „	13,5	62,0
		mit „	13,0	64,8
	Rippen		11,6	73,5
30. 8.	*Castania vesca* Blätter v. Baum I	ohne Rippen	17,6	59,0
		mit „	16,8	58,0
23. 9.	Blätter v. Baum III	ohne Hauptrippen	22,0	54,7
		ohne Haupt- und Seitenrippen	22,4	54,7

Werte wurden jedoch nur auf $^1/_{10}$ Atm. angegeben, da individuelle Schwankungen einzelner Parallelproben weit größere Unterschiede bedingen können. Die Temperatur des Kältebades, die in Thermosflaschen längere Zeit konstant gehalten werden konnte, betrug —4° C, die Unterkühlung stets etwa 1° C. Die Untersuchungen wurden solange fortgeführt, bis 2 aufeinanderfolgende Bestimmungen genügende Übereinstimmung zeigten (0,006° C).

Parallel mit der Bestimmung des osmotischen Wertes der Pflanzenpreßsäfte wurde eine Bestimmung des Wassergehalts der jeweils untersuchten Pflanzenteile vorgenommen. Der Wassergehalt wurde durch Trocknung bis zur Gewichtskonstanz im Trockenschrank bei 103° C bestimmt und in Prozent des Frischgewichts angegeben.

Die Bestimmung des osmotischen Wertes von Siebröhrensaft erfolgte ebenfalls durch Gefrierpunktsbestimmung; die Gewinnung des Saftes wurde nach der von Münch (1930) angegebenen Methode vorgenommen:

Mit einem scharfen Messer wurde in die Rinde der Bäume ein horizontaler Schnitt geführt, aus dem, wenn der Bast völlig durchtrennt war, meist einige Tropfen

Saft hervorstürzten. Dieser Saft war bei *Quercus* mehr oder weniger rötlich, bei *Tilia* grünlich, bei *Castanea*, *Robinia* und *Acer* meist farblos oder schwach weingelb gefärbt. Die hervortretenden Tropfen hingen je nach Feuchtigkeitsgehalt der Rinde und Intensität des Ausflusses als kleine Perlen an der Schnittstelle oder verteilten sich kriechend über die Oberfläche der Rinde. Sie wurden sofort in ein Reagenzglas abgesaugt, und zwar durch ein spitz zulaufendes Glasröhrchen einer nach Art der Spritzflaschen gebauten Einrichtung, an deren einer Seite durch einen Gummischlauch mit dem Munde gezogen wurde. Dabei wurde für jede einzelne Probenahme stets ein besonderes, vorher mit destilliertem Wasser gut gereinigtes und sorgfältig getrocknetes Röhrchen verwendet.

Die Intensität des Ausflusses — es handelt sich dabei, wie Münch (1930) feststellte und auch Frey-Wyßling (1932) bestätigte, um ein Auspressen des Siebröhrensaftes durch Kontraktion der Siebröhrenzellen bei plötzlichem Öffnen der unter Druck stehenden, gespannten Siebröhrenzellen — ist von verschiedenen Bedingungen abhängig. Zunächst müssen, wie auch Münch (1930) bereits feststellen konnte und neuerdings von Dixon und Gibbon (1932) ebenfalls beobachtet wurde, die inneren Bastschichten angeschnitten worden sein. Jedoch darf der Schnitt nicht zu tief geführt werden, da sonst beim Öffnen der Holzbahnen die darin herrschende Saugspannung die austretenden Tröpfchen, oft unter hörbarem Zischen, sofort einsaugt. Weiterhin hängt der Ausfluß des Siebröhrensaftes vor allem von der Jahreszeit ab. Nach Münch (1930) setzt der Saftfluß mit der Laubentfaltung spärlich ein, im Laufe des Sommers nimmt er zu und am reichlichsten ist er kurz vor dem Laubabfall. Ähnliche Angaben wurden bereits von Hartig (1860) gemacht. Auch meine Beobachtungen, die sich auf die Zeit von Juni bis November erstrecken, können dies bestätigen. Noch im August war der Saftfluß der meisten Bäume so spärlich, daß oft 4—6 Bäume angezapft werden mußten, um eine zur kryoskopischen Untersuchung ausreichende Saftmenge von 1,5—2 ccm zu erhalten. Die im August/Anfang September gewonnenen Werte von Siebröhrensaft sind daher stets Mittelwerte verschiedener Bäume, beim Vergleich mit anderen Werten ist dies stets zu berücksichtigen. Mit fortschreitender Jahreszeit steigt die ausfließende Saftmenge erheblich an, so daß später die von einem Baum gewonnene Menge zur kryoskopischen Untersuchung gut ausreichte. In der Zeit vor Laubabfall wurden oft aus einer Höhe eines Baumes Mengen bis zu 4 ccm und mehr gewonnen. Kurz nach Laubabfall hört der Saftfluß auf; jedoch ergaben einzelne bereits ganz kahle Bäume noch Saft. Dabei wurde die Beobachtung gemacht, daß die Bäume in kahlem Zustand nicht die Fähigkeit haben, die angebrachten Wunden schnell wieder zu verschließen. Worauf dies zurückzuführen ist, ist noch aufzuklären. In einem Falle sickerte selbst 24 Stunden nach dem Einschnitt noch etwas Saft aus der Wunde.

Um für die kryoskopische Untersuchung möglichst große Saftmengen von einem Baum zu erhalten, wurde meist der Saft aus einer etwas breiteren Zone abgezapft, deren mittlere Höhe über dem Boden in den Tabellen angegeben wurde. Dabei war es notwendig, ebenso wie in dem Falle, daß Siebröhrensaft aus verschiedenen Höhen eines Baumes gewonnen wurde, daß die Abzapfung am Stamm nur von unten nach oben fortschreitend vorgenommen wurde, da wie Hartig (1860) bereits beobachtete und Münch (1930) quantitativ feststellen konnte, die durch das Anschneiden hervorgerufene Druckverminderung in den Siebröhren sich nach unten sehr rasch und weit, nach oben dagegen nur wenig fortpflanzt. Ein unter einem bereits vorhandenen Schnitt angebrachter zweiter Schnitt liefert daher meist keinen

Saft mehr, während weiterer Saft gewonnen werden kann, wenn der zweite Schnitt in einiger Entfernung über dem ersten angebracht wird[1]).

Die Probenahme erfolgte aus arbeitstechnischen Gründen und, um eventuell Tagesschwankungen (Ursprung und Blum 1916, Corstian 1924, Braun-Blanquet und Walter 1931, Efimenko, zitiert bei Blagowestschensky 1928, Walter 1931, neuerdings auch Franke 1936) nach Möglichkeit auszuschalten und vergleichbare Werte zu erhalten, dort wo es sich um vergleichende Untersuchungen handelte, stets zur selben Tageszeit, und zwar zwischen 7 und 10 Uhr vormittags. Die Weiterverarbeitung wurde sofort anschließend im Laboratorium vorgenommen. Soweit dies bei einzelnen Proben nicht möglich war, wurden sie gut verschlossen bis zur Verarbeitung im Kühlschrank aufbewahrt. Das Abtöten lebender Gewebe zur Preßsaftgewinnung wurde stets sofort nach der Probenahme vorgenommen, um eventuell auftretende Veränderungen des osmotischen Wertes durch Atmung, Verdunkelung oder Wundreiz auszuschalten, wenn auch derartige Veränderungen nicht so schnell vor sich gehen mögen, wie aus den in Tabelle 2 zusammengestellten Versuchsreihen ersichtlich ist.

Tabelle 2. Untersuchung über den Einfluß der Zeitdauer zwischen Probenahme und Abtöten auf den osmot. Wert des Preßsaftes.

Datum 1932	Versuchspflanze		Osm. Wert (Atm.)	Wassergehalt (%)
13. 10.	Lichtblätter v. *Qercus rubra* ..	sofort abgetötet	25,7	53,4
		nach 1 Std. „	25,9	53,6
2. 12.	Nadeln d. letzten Jahrganges v. *Pinus strobus*	sofort abgetötet	23,9	58,8
		nach 2 Std. „	24,0	58,5
			23,9	60,0
		„ 6 „ „	23,6	59,2
			23,7	58,9
29. 12.	Nadeln d. letzten Jahrganges v. *Pinus strobus*	sofort abgetötet	25,8	56,7
		nach 1 Std. „	25,9	55,5
		„ 2 „ „	25,8	57,3
			25,9	56,9

II. Siebröhrensaftuntersuchungen.

1. Der osmotische Wert in verschiedener Stammhöhe.

Zunächst seien die Untersuchungen über den osmotischen Wert des Siebröhrensafts aus verschiedenen Höhen der Stämme näher be-

1) Hieraus könnte eingewendet werden, daß nicht völlig gleichzeitig gewonnener Siebröhrensaft aus verschiedenen Höhen eines Baumes keine einwandfreien Versuchsergebnisse liefern werde. Da sich jedoch die Druckverminderung in den Siebröhren nach oben nur sehr langsam fortsetzt, die Probenahme an ein und demselben Stamm aber stets in kürzesten Zeitabständen (1—3 Min.) erfolgte, kann bei meinen Untersuchungen eine Änderung des osm. Wertes durch die Störung des Saugkraftgleichgewichtes beim Öffnen der gespannten Siebröhren kaum angenommen werden; sie würde die gewonnenen Versuchsergebnisse übrigens nur noch unterstreichen.

handelt. Die Ergebnisse sind im einzelnen in Tabelle 3 zusammengestellt.

Wie aus der ersten Spalte von Tabelle 3 ersichtlich, sind die im August und einige der am 9. Sept. 1932 bestimmten Werte von *Quercus rubra* und *sessil.* als Mittelwerte aus Siebröhrensäften verschiedener Bäume gewonnen worden. Einzelne Bäume gaben an diesen Tagen, wie bereits erwähnt, noch nicht genügend Saft für die kryoskopische Untersuchung. Angesichts der großen individuellen Unterschiede im Siebröhrensaft der einzelnen Bäume dürfte aber die Berechnung des osmotischen Gefälles aus Mittelwerten von Siebröhrensäften verschiedener Bäume u. U. nicht den tatsächlichen Verhältnissen entsprechen, da der Anteil der einzelnen Bäume an der gewonnenen Saftmenge in verschiedenen Höhen verschieden sein kann. Immerhin geben auch diese Bestimmungen zu mindestens über die Größenordnung und Richtung des Gefälles Aufschluß, so daß sie mit angeführt wurden, zumal sie durchaus im Rahmen der übrigen Werte liegen.

Weiter sei noch erwähnt, daß an *Tilia parv.*, *Castanea vesca* und *Acer plat.* bei der Abzapfung des Saftes die in Tabelle 3 aufgeführten Höhen genau eingehalten worden sind, während bei den übrigen Holzarten, wie im methodischen Teil bereits besprochen, die Probenahme zur Gewinnung größerer Saftmengen jeweils in einer breiteren Zone erfolgte, deren mittlere Höhe in der Tabelle angegeben wurde.

Bei Betrachtung der Ergebnisse von Tabelle 3 ergibt sich folgendes: Zur Versuchszeit war der osmotische Wert des Siebröhrensaftes aus größeren Höhen der Stämme ausnahmslos höher als der im unteren Teil des Stammes; es war also stets ein osmotisches Gefälle von oben nach unten vorhanden. Die Ursache dieser bemerkenswerten Erscheinung dürfte darin liegen, daß der Siebröhrensaft mit zunehmender Weglänge verarmt. Beim Absteigen des Saftes werden gelöste Stoffe zur Holz- oder Reservestoffbildung verbraucht, wodurch die osmotische Konzentration sinken muß.

Die Abnahme des osmotischen Wertes pro lfd. Meter schwankt bei *Quercus rubra* zwischen 0,58 und 0,11 Atm. und betrug im Mittel von 32 Untersuchungen 0,28 Atm. Bei *Tilia parv.* schwanken die Werte zwischen 0,43 und 0,17 Atm., bei *Acer plat.* zwischen 1,04 und 0,20 Atm. und bei *Castanea vesca* zwischen 0,52 und 0,23 Atm. Der Gesamtdurchschnitt bei diesen Holzarten betrug 0,24 Atm. für *Tilia parv.*, 0,64 für *Acer plat.* und 0,39 Atm. für *Castanea vesca.*

Bei *Fagus silv.* konnte nur eine Bestimmung durchgeführt werden, sie ergab am 30. Aug. ein osmotisches Gefälle von 0,23 Atm./m von oben nach unten. Bei *Quercus sessil.* wurde für den Siebröhrensaft von drei Bäumen ein durchschnittliches Gefälle von 0,17 Atm. von oben nach unten festgestellt.

Bei der Bestimmung des osmotischen Gefälles von Siebröhrensaft an *Acer plat.* wurden jeweils nur die ersten aus einem Schnitt austretenden Safttropfen verwendet. Wie Hartig (1860) bereits beobachtete, fließt bei dieser Holzart der Saft

Tabelle 3. Gefälle des osmotischen Wertes im Siebröhrensaft der Stämme.

Baum Nr.	Datum 1932	Höhe 1 (m)	Osm. Wert (Atm.)	Höhe 2 (m)	Osm. Wert (Atm.)	Osm. Gefälle (Atm./m)
a) *Quercus rubra*:						
1/5	12. 8.	1,5	15,2	7,5	16,7	0,25
11/13	18. 8.	1,5	14,7	9,5	16,7	0,25
17/18	23. 8.	1,5	17,6	7,0	19,0	0,25
19/20	23. 8.	1,5	15,5	8,0	17,2	0,26
29, 85	23. 8.	1,5	18,4	8,0	21,9	0,54
29	5. 9.	1,5	19,0	7,0	22,2	0,58
30	5. 9.	1,5	18,6	7,0	20,1	0,27
31	5. 9.	1,5	16,3	7,5	18,0	0,28
39	27. 9.	1,5	17,4	8,0	18,5	0,17
45	13. 10.	1,5	20,0	7,5	21,2	0,20
46	13. 10.	1,5	19,0	7,5	20,3	0,22
47	13. 10.	1,5	20,7	7,5	21,9	0,20
50	13. 10.	1,5	19,5	8,0	21,4	0,32
57	27. 9.	1,5	20,2	8,0	21,9	0,26
58	27. 9.	1,5	17,4	9,0	21,5	0,55
59	12. 9.	1,5	16,9	7,5	18,3	0,23
59	13. 10.	1,5	20,2	9,0	25,5	0,71
63	27. 9.	1,5	17,0	7,0	18,6	0,29
64	27. 9.	1,5	16,6	7,0	18,5	0,35
65	27. 9.	1,5	20,7	6,5	21,3	0,12
67	12. 9.	1,5	16,6	8,0	17,3	0,11
67	27. 9.	1,5	16,9	8,0	17,6	0,11
68	14. 10.	1,5	18,1	7,5	19,3	0,20
69	28. 9.	1,5	16,8	7,5	17,6	0,13
70	13. 10.	1,5	19,6	9,5	23,1	0,44
72	13. 10.	1,5	18,1	7,0	19,0	0,16
73	13. 10.	1,5	18,5	8,0	19,7	0,20
76	13. 10.	1,5	20,9	8,0	23,1	0,34
105	11. 9.	1,5	18,9	4,0	19,7	0,32
114	14. 9.	1,5	20,6	5,0	21,6	0,29
117/120	9. 9.	0,5	19,7	4,5	20,9	0,30
121/124	9. 9.	0,5	19,6	4,0	20,0	0,11
Gesamtdurchschnitt der 32 Untersuchungen:						0,28
b) *Quercus sessiliflora*:						
1/3	9. 9.	1,5	21,4	4,5	21,9	0,17
c) *Fagus silvatica*:						
1	30. 8.	1,3	16,7	11,0	18,9	0,23
d) *Tilia parvifolia*:						
I	6. 9.	—	—	1,0	16,3	
						0,24
		—	—	5,2	17,3	
						0,36
		—	—	8,0	18,3	
						0,29

Baum Nr.	Datum 1932	Höhe 1 (m)	Osm. Wert (Atm.)	Höhe 2 (m)	Osm. Wert (Atm.)	Osm. Gefälle (Atm./m)
II	6. 9.	—	—	1,5	17,2	
						0,37
		—	—	4,5	18,3	
						0,50
		—	—	7,5	19,8	
						0,43
III	8. 9.	—	—	0,0	15,6	
						0,30
		—	—	1,0	15,9	
						0,30
		—	—	2,0	16,2	
						0,50
		—	—	3,0	16,7	
						0,20
		—	—	4,0	16,9	
						0,13
		—	—	5,5	17,1	
						0,14
		—	—	9,0	17,6	
						0,22
IV	8. 9.	1,0	17,5	8,0	19,3	0,26
I	14. 10.	1,5	19,9	8,0	20,9	0,15
III	14. 10.	1,5	19,5	8,0	20,8	0,20
IV	14. 10.	1,5	19,6	8,0	20,7	0,17
III	5. 11.	0,5	20,2	4,0	20,8	0,17
Gesamtdurchschnitt der 8 Untersuchungen:						0,24
e) *Acer platanoides*:						
I	8. 9.	1,5	18,0	9,0	19,8	0,24
II	8. 9.	1,5	14,4	8,0	15,7	0,20
III	11. 10.	—	—	1,3	21,1	
						1,00
		—	—	6,0	25,8	
						0,88
		—	—	10,0	29,3	
						0,94
IV	11. 10.	1,3	21,2	6,0	26,1	1,04
V	11. 10.	1,3	21,4	6,0	25,1	0,79
Gesamtdurchschnitt der 5 Untersuchungen:						0,64

noch längere Zeit nach; man hat es dabei aber dann nicht mehr mit Siebröhrensaft, sondern mit Milchsaft zu tun. Als Anhaltspunkt für den osmotischen Wert des nachfließenden Milchsaftes seien in Tabelle 4 die Ergebnisse eines vergleichenden Versuches vom 11. Okt. 1932 mitgeteilt.

Es zeigt sich, daß der osmotische Wert des Milchsaftes unter dem des Siebröhrensaftes liegt, und zwar ist die Differenz in verschiedenen Baumhöhen bei gleichzeitiger Probenahme annähernd gleich groß. Aus der Versuchsreihe geht aber weiter hervor, daß nach längerer Zeit entnommener Milchsaft niedrigeren osmotischen Wert aufweist als vorher entnommene Proben. Bereits Arisz (1918) (zitiert bei Frey-Wyßling 1932) beobachtete diese Konzentrationsänderung des Milchsaftes während des Ausfließens. Zu ihrer Erklärung stellte Frey-Wyßling (1932), der diese Erscheinung an *Hevea brasil.* näher studierte, eine Verdünnungstheorie auf.

Tabelle 3 (Fortsetzung).

Baum Nr.	Datum 1932	Höhe 1 (m)	Osm. Wert (Atm.)	Höhe 2 (m)	Osm. Wert (Atm.)	Osm. Gefälle (Atm./m)
	f) *Castanea vesca*:					
I	30. 8.	—	—	1,0	12,4	
						0,53
		—	—	4,0	14,0	
						0,50
		—	—	7,0	15,5	
						0,52
II	30. 8.	1,5	14,5	7,0	16,8	0,42
III	23. 9.	—	—	0,5	15,6	
						0,20
		—	—	1,5	15,8	
						0,13
		—	—	4,5	16,2	
						0,36
		—	—	7,0	17,1	
						0,23
	Gesamtdurchschnitt der 3 Untersuchungen:					0,39

Unsere Ergebnisse über das Gefälle des osmotischen Wertes im Siebröhrensaft stimmen mit den inzwischen veröffentlichten Befunden von Dixon und Gibbon (1932), die ebenfalls, und zwar an *Fraxinus*

Tabelle 4. Vergleich des osmotischen Wertes von Siebröhrensaft und Milchsaft von *Acer platanoides*.

	10 m Höhe (Atm.)	6 m Höhe (Atm.)	1,3 m Höhe (Atm.)
Baum III:			
a) Siebröhrensaft	29,3	25,8	21,1
b) Milchsaft (nach $^1/_2$ Std. entnommen)	25,9	21,9	18,1
Differenz a)—b)	3,4	3,9	3,0
Baum IV:			
a) Siebröhrensaft	—	26,1	21,2
b) Milchsaft (nach 10 Min. entnommen)	—	24,2	18,7
Differenz a)—b)	—	1,9	2,5
Baum V:			
a) Siebröhrensaft	—	25,1	21,4
b) Milchsaft (nach 10 Min. entnommen)	—	23,7	20,0
c) Milchsaft (nach 1 Std. entnommen)	—	—	18,0
Differenz a)—b)	—	1,4	1,4
Differenz a)—c)	—	—	3,4

exc., Gefrierpunktsbestimmungen von Siebröhrensäften vornahmen, insofern überein, als auch diese Forscher stets ein osmotisches Gefälle von oben nach unten im Stamm feststellen konnten; während sie aber an *Fraxinus exc.* ein Gefälle von 2,2—8,9 Atm. beobachteten, schwankt bei den von mir untersuchten Holzarten das osmotische Gefälle zur Versuchszeit nur zwischen 0,11 und 1,04 Atm. Ob diese Differenz auf Verschiedenheiten der Holzarten, Standorte, Zeit der Probenahme oder sonstige Ursachen zurückzuführen ist, kann ohne weiteres hier nicht entschieden werden.

Werfen wir nun die Frage auf, worauf bei unseren Untersuchungen die starke Schwankung im osmotischen Gefälle verschiedener Bäume von 0,11—1,04 Atm. zurückzuführen sein könnte, so ist eine Gesetzmäßigkeit in der Verteilung des osmotischen Gefälles bei den einzelnen Bäumen aus dem vorhandenen Material nicht abzuleiten. Wie das Beispiel von Baum 59 zeigt, kann innerhalb des gleichen Baumes an verschiedenen Tagen sehr unterschiedliches Gefälle herrschen. Es mag dies mit der wechselnden Assimilations- und Transpirationsgröße der Blätter zusammenhängen. Auch Unterschiede bei der Gewinnung des Siebröhrensaftes könnten eventuell von Einfluß sein; denn, wenn auch stets darauf geachtet wurde, daß nach Möglichkeit bei der Probenahme in verschiedenen Höhen jeweils auf dem gesamten Umfang des Stammes gleichmäßig Saft entnommen wurde, so war dies doch vielfach nicht erreichbar, da der Siebröhrensaft an verschiedenen Stellen verschieden stark ausfloß.

Wie die in Tabelle 5 zusammengestellten vergleichenden Untersuchungen über die horizontale Verteilung des osmotischen Wertes von Siebröhrensaft ein und desselben Baumes ergeben, können aber auch in gleicher Höhe auf verschiedenen Seiten eines Baumes Unterschiede im osmotischen Wert des Siebröhrensaftes auftreten. Die Unterschiede sind nicht sehr groß, sie können jedoch nicht mehr als innerhalb der Fehlergrenze liegend angesehen werden, zumal diese Untersuchungen mit größter Peinlichkeit ausgeführt wurden. Auch ist das Auftreten von Fehlerquellen bei derartigen Siebröhrensaftuntersuchungen sehr gering, sofern nur, wie im vorliegenden Falle, genügend Saft ausfließt.

Als Ursache für die Unterschiede im osmotischen Wert des Siebröhrensaftes auf verschiedenen Seiten eines Baumes wird die Nähe von Ästen mit assimilierenden Blättern, unterschiedlicher Verbrauch osmotisch wirksamer Stoffe zu Holzaufbau und Reservestoffablagerung oder etwas Ähnliches anzusehen sein. Unterschiedliche Exposition dürfte hierfür,

Tabelle 5. Vergleich des osmotischen Wertes von Siebröhrensaft auf verschiedenen Seiten eines Stammes.

Datum 1932	Bergseite (Atm.)	Talseite (Atm.)	Differenz zw. Berg- u. Talseite (Atm.)
Quercus rubra: Siebröhrensaft aus 1,5 m Höhe			
13. 10. Baum 46	19,1	19,0	+ 0,1
Baum 45	19,9	20,1	— 0,2
Baum 72	18,0	18,2	— 0,2
4. 11. Baum 66	19,1	19,2	— 0,1
Baum 40	19,5	19,3	+ 0,2
5. 11. Baum 36	19,6	19,5	+ 0,1
Baum 45	22,0	21,8	+ 0,2
Baum 78	19,7	19,5	+ 0,2
Baum 84	19,4	19,3	+ 0,1
Tilia parvifolia: Siebröhrensaft aus 0,5 m Höhe			
5. 11.	20,2	20,0	+ 0,2

jedenfalls bei Siebröhrensaft aus Brusthöhe der Bäume, nicht in Frage kommen, treten doch zwischen Berg- und Talseite, d. i. Nord- und Südseite der Bäume nicht immer gleichgerichtete Unterschiede auf.

2. Abhängigkeit des osmotischen Wertes des Siebröhrensaftes von der Höhe der Bäume.

Wie wir bereits bei der Betrachtung der Tabelle 3 festgestellt haben, können die individuellen Unterschiede im osmotischen Wert der Siebröhrensäfte aus gleicher Höhe der einzelnen Bäume sehr groß sein. Um eventuell näheren Einblick in die Art und Ursachen dieser Unterschiede zu erhalten, wurden an *Quercus rubra* zahlreiche Bestimmungen ausgeführt, bei denen die Saftentnahme aus einer Zone erfolgte, deren mittlere Höhe über dem Boden etwa in Brusthöhe lag. Die Bestimmungen wurden nach Möglichkeit in gewissen Zeitabständen mehrmals an den gleichen Bäumen wiederholt, um eventuell auftretende jahreszeitliche Schwankungen mit zu erfassen; jedoch war verschiedentlich zu beobachten, daß einige Bäume, die an einem Tage Saft geliefert hatten, an einem anderen nur ungenügend Saft gaben und umgekehrt, so daß nicht bei jedem einzelnen Baum alle Bestimmungen erfolgen konnten.

Ebenso wie in Tabelle 3 sind auch bei diesen Versuchen die Unterschiede im osmotischen Wert der Siebröhrensäfte aus Brusthöhe bei den einzelnen Bäumen sehr groß; die Werte schwanken zwischen 14,7 Atm., einem Wert, der am 18. Aug. gemessen wurde, und 25,8 Atm., die am 4./5. Sept. gemessen wurden. Sie stimmen gut mit den Werten

von 20,9, 21,1 und 23,7 Atm. überein, die Münch (1930) im September bei Zimmertemperatur mit der von de Vries (1884) angegebenen vergleichenden plasmolytischen Methode bestimmte. Die von Dixon und Gibbon (1932) für Siebröhrensaft von *Fraxinus exc.* angegebenen Werte liegen ebenfalls in dieser Größenordnung.

Die Werte wurden nunmehr nach der Höhe der Versuchsbäume einerseits, der fortschreitenden Jahreszeit andererseits geordnet (Originalprotokoll im Sekretariat der Forstlichen Hochschule Tharandt). Zunächst wollen wir unter Ausschaltung eventuell auftretender jahreszeitlicher Schwankungen die Ergebnisse innerhalb der einzelnen Versuchstage näher betrachten. Sie sind für die Tage, an denen die meisten Bestimmungen ausgeführt wurden, in Fig. 1—6 in Abhängigkeit von der Höhe der Bäume graphisch dargestellt, wobei auf der Abszisse die Höhe des betreffenden Baumes in Metern, auf der Ordinate der osmotische Wert des Siebröhrensaftes aus Brusthöhe aufgetragen wurde.

Die aus dem Siebröhrensaft mehrerer Bäume gewonnenen Durchschnittswerte mußten dabei bei der Höhe jedes einzelnen Baumes, also mehrfach eingetragen werden; sie wurden in den Abbildungen durch ○ gekennzeichnet, während die von einem Baum gewonnenen Werte durch ● dargestellt wurden.

Die so erhaltenen Punkte weisen zwar eine starke Streuung auf, lassen aber eine gewisse räumliche Ordnung zweifellos nicht verkennen. Sie ordnen sich um Gerade, die nach Augenmaß eingezeichnet wurden und an allen dargestellten Versuchstagen annähernd gleiches Gefälle aufweisen. Diese Linien bleiben auch fast unverändert, wenn man die Bäume Nr. 101—124, deren Vergleichbarkeit mit den übrigen Bäumen

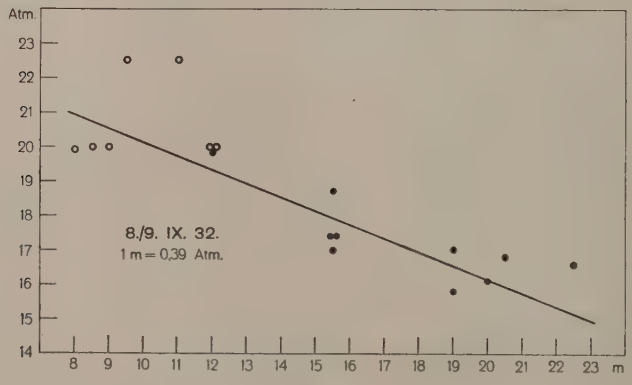

Fig. 1.

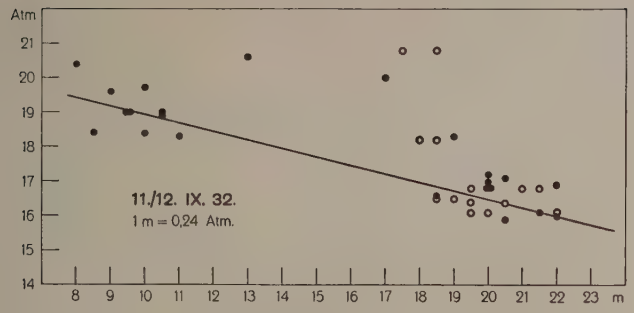

Fig. 2.

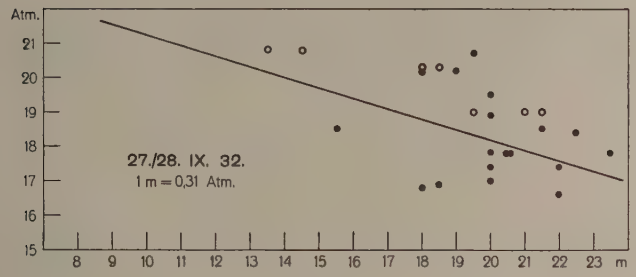

Fig. 3.

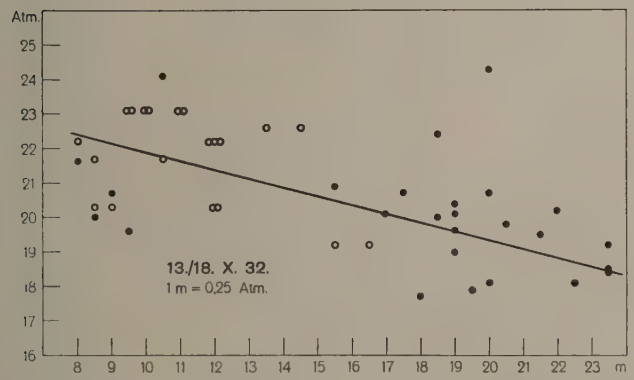

Fig. 4.

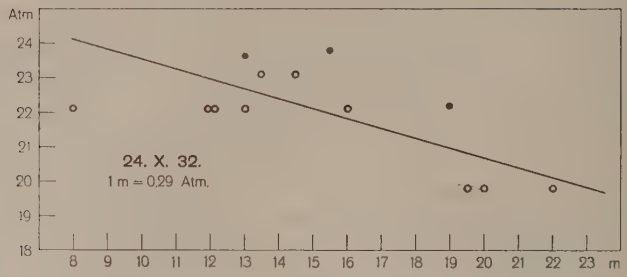

Fig. 5.

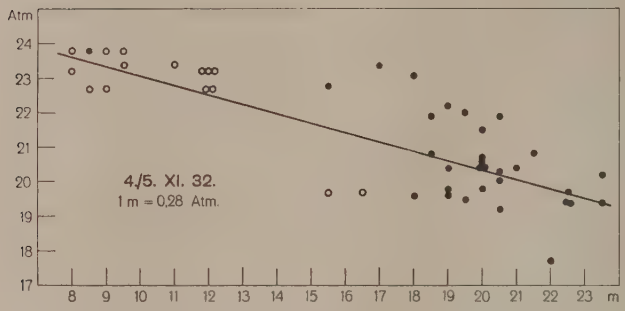

Fig. 6.

wegen ihres geringeren Alters und eventuell etwas anderen Standorts vielleicht angezweifelt werden könnte, unberücksichtigt läßt. Sie veranschaulichen deutlich, daß der osmotische Wert des in Brusthöhe entnommenen Siebröhrensaftes mit steigender Höhe des Baumes fällt. Dabei ist die durchschnittliche Erniedrigung, die der osmotische Wert bei der Zunahme der Baumhöhe um 1 m zeigt, für die dargestellten Versuchstage mit 0,24—0,33 Atm. von der gleichen Größenordnung wie das durchschnittliche Gefälle des osmotischen Wertes, das von oben nach unten innerhalb ein und desselben Baumes von mir beobachtet wurde (vgl. Tabelle 3). Das bedeutet, daß ungeachtet sehr starker individueller Unterschiede der Siebröhrensaft in den Baumkronen von *Quercus rubra* zu gleicher Zeit annähernd gleichen osmotischen Wert besitzt.

Die starke Streuung der Punkte in Fig. 1—6, d. h. die großen individuellen Unterschiede im osmotischen Wert innerhalb eines Versuchstages, dürfte im übrigen wahrscheinlich auf kleine Unterschiede in den örtlichen Standortverhältnissen, insbesondere Unterschiede in der

Wasserversorgung, weiterhin Unterschiede des Lichtgenusses oder der Stellung der betreffenden Bäume im Bestand als Vorherrschende oder Unterdrückte, als Randbäume mit weit herabreichender Krone oder Bäume aus dem Inneren eines Bestandes mit verhältnismäßig kleiner Krone, und ähnliche Ursachen zurückzuführen sein. Nach meinen Beobachtungen scheinen auch Unterschiede im Vegetationszustand der einzelnen Bäume von Einfluß zu sein, indem Bäume, die ihre Vegetation im Herbst zeitig abschließen, im Herbst mehrfach einen höheren osmotischen Wert aufweisen als solche, die ihre Vegetationsperiode weit in den Herbst hinein ausdehnen. So schlossen z. B. die Bäume Nr. 44, 46, 66 und 78, die am 4./5. Sept. noch einen relativ niedrigen osmotischen Wert aufwiesen, ihre Vegetation ausgesprochen spät ab, während die Bäume Nr. 45, 48 und 65, deren osmotische Werte am gleichen Tage etwas höher lagen, ihre Vegetation früher abschlossen. Jedoch wurden auch gegenteilige Beobachtungen gemacht, so z. B. Baum 43, der mit einem relativ hohen osmotischen Wert am 4./5. Sept. seine Vegetation erst spät abschloß, oder Baum 36, bei dem das Umgekehrte der Fall war.

3. Jahreszeitliche Schwankungen des osmotischen Wertes im Siebröhrensaft der Bäume.

Die Beobachtung, daß Unterschiede im osmotischen Wert verschiedener Bäume zum Teil mit Unterschieden ihres Vegetationszustandes zusammenhängen mögen, legt die Frage nach jahreszeitlichen Schwankungen des osmotischen Wertes nahe. Um diese Schwankungen näher beurteilen zu können, wurde in Fig. 7 der durchschnittliche osmotische Wert (Brusthöhenwert) eines 20 m hohen Baumes für die einzelnen Versuchstage dargestellt. Die Werte wurden den Fig. 1—6 entnommen; die Höhe von 20 m wurde gewählt, weil für diese Höhe die meisten tatsächlichen Beobachtungen vorliegen, und somit auch die durchschnittlichen osmotischen Werte von Fig. 1—6 den wahren Mittelwerten am nächsten kommen dürften.

Als Anhalt für die klimatischen Verhältnisse während der Versuchszeit wurden außerdem in Fig. 7 die täglichen Niederschlagsmengen und das an jedem Tag 7 Uhr früh herrschende Sättigungsdefizit der Luft eingezeichnet. Die Angaben der Niederschläge wurden den Aufzeichnungen der etwa 3 km von der Versuchsfläche entfernt liegenden amtlichen Wetterstation Hainsberg entnommen[1]), und zwar sind dabei für jeden Tag die Niederschlagsmengen angegeben, die jeweils in der Zeit von 7 Uhr des vorhergehenden Tages bis 7 Uhr des Beobachtungstages gefallen sind. Da die Probenahme für die Siebröhrensaftuntersuchungen stets zwischen 7 und 10 Uhr vor-

1) Veröffentlicht von Alt im Deutschen Meteorologischen Jahrbuch 1932. Dresden 1934.

mittags erfolgte, können also aus Fig. 7 leicht die Niederschlagsmengen abgelesen werden, die jeweils etwa innerhalb der letzten 24 Stunden vor der Probenahme gefallen sind.

Für das Sättigungsdefizit der Luft wurden in Ermangelung von Beobachtungen aus unmittelbarer Umgebung des Versuchsortes die für 7 Uhr vormittags aus den Angaben von absoluter Feuchtigkeit und Lufttemperatur berechneten Werte für die amtliche Wetterstation Wahnsdorf eingetragen, die etwa 16 km vom Versuchsort entfernt liegt. Die absolute Größe des Sättigungsdefizits der Luft am Versuchsort mag zwar von der an der Wetterstation Wahnsdorf abweichen, die jahreszeitlichen Schwankungen der Werte dürften an beiden Orten wohl aber ähnlich sein.

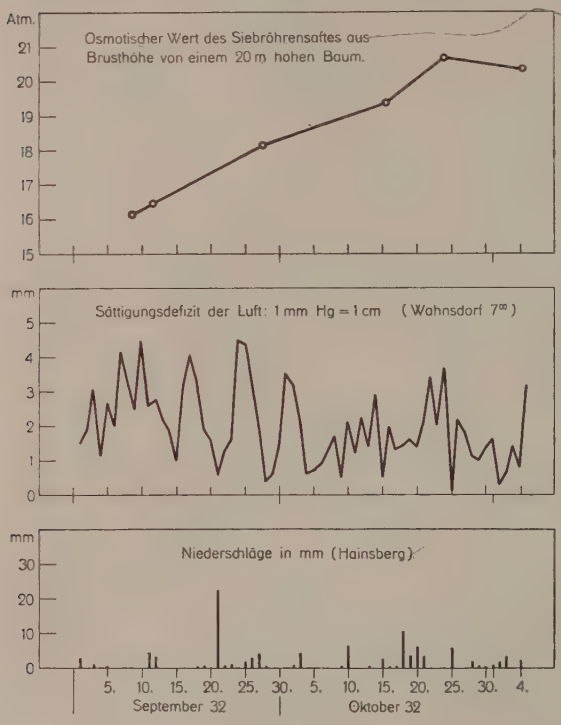

Fig. 7.

Betrachten wir zunächst die Kurve des osmotischen Wertes in Fig. 7, so zeigt sich ein allgemeiner Anstieg vom 8. Sept. bis zum 24. Okt., dem Zeitpunkt der beginnenden Herbstverfärbung; von da ab sinkt die Kurve zum 5. Nov. wieder um 0,3 Atm. Das Ansteigen der osmotischen Werte mit vorschreitender Jahreszeit ist übrigens nicht nur bei den Durchschnittswerten in Fig. 7, sondern im einzelnen, wie die Originalprotokolle[1]) zeigen, auch bei jedem Baum mehr oder weniger von einem Versuchstag zum nächsten zu beobachten, mit Ausnahme der Bäume 30 und 47, deren Siebröhrensaft seinen osmotischen Wert vom 13. Okt. zum 4. Nov. nicht oder nur unbedeutend verändert hat. An

1) Hinterlegt beim Sekretariat der Forstlichen Hochschule Tharandt.

dieser Stelle müssen wir uns aus Raumgründen damit begnügen, die Mittel- und Extremwerte zusammenzustellen und den beim Vergleich verschieden hoher Bäume entstehenden Fehler in Kauf zu nehmen (Tabelle 6).

Tabelle 6. Mittel- und Extremwerte der osmotischen Werte des Siebröhrensaftes in Brusthöhe im Laufe der Vegetationsperiode.

Datum	Zahl der untersuchten Bäume	Osmotischer Wert		
		Mittel	Maximum	Minimum
12. 8.	10	15,05	15,2	14,9
18. 8.	6	15,00	15,3	14,7
23. 8.	12	17,50	18,6	15,5
5. 9.	3	17,96	19,0	16,3
8./9. 9.	19	17,96	22,5	15,8
11./12. 9.	37	17,79	20,8	15,9
27./28. 9.	25	18,69	20,8	16,6
13./14. 10.	25	19,97	24,3	17,7
18./19. 10.	21	21,81	24,1	19,6
24. 10.	13	21,97	23,6	19,8
4./5. 11.	47	21,44	25,8	17,7
11. 11.	3	21,83	22,2	21,2

Beim Vergleich der Kurven von osmotischem Wert und Sättigungsdefizit der Luft in Fig. 7 ist in der Zeit vom 27. Sept. bis 5. Nov. eine gewisse Ähnlichkeit im Verlauf zunächst leicht festzustellen; jedoch dürfte die absolute Höhe der einzelnen Werte, der gegensinnige Verlauf der Kurven in der Zeit vom 8. bis zum 28. Sept., sowie die Tatsache, daß die osmotischen Werte vom 8. Sept. bis zum 24. Okt. fortlaufend ansteigen, obwohl mehrfach in der Zeit unmittelbar vor der Probenahme Niederschläge gefallen sind, darauf hinweisen, daß der jahreszeitliche Verlauf des osmotischen Wertes im Siebröhrensaft nicht ausschlaggebend von diesen klimatischen Faktoren allein beeinflußt wird, sondern daß der herbstliche Anstieg des osmotischen Wertes vor Beginn der Blattverfärbung überwiegend mit dem Vegetationsabschluß der Bäume zusammenhängt. Zu einem ähnlichen Ergebnis kommt auch Walter (1931) für die Blätter von Laubhölzern; er konnte trotz äußerst günstiger Wasserverhältnisse im Herbst vor Beginn des Vergilbens relativ hohe osmotische Werte feststellen.

4. Vergleich des osmotischen Wertes von Siebröhrensaft und von Preßsaft der Blätter.

Im folgenden seien einige Versuche angeführt, die einen Vergleich zwischen dem osmotischen Wert von Siebröhrensaft und dem Preßsaft der Blätter gestatten. Blätter und Siebröhrensaft wurden jeweils von ein und demselben Baum entnommen. Bei den zum Teil sehr großen Höhen der Versuchsbäume war dabei die Entnahme der Blätter oft sehr

schwierig; vielfach mußten zur Erlangung der Blätter erst Äste abgesägt werden. Nach Möglichkeit wurden die Blätter aus dem oberen, voll belichteten Teil der Baumkronen entnommen. Stets wurde berücksichtigt, ob sie den Charakter von Licht- oder Schattenblättern aufwiesen; ist doch von zahlreichen Forschern, u. a. Ursprung und Blum (1916), Dixon und Atkins (1923), Walter (1931), Braun-Blanquet und Walter (1931), neuerdings auch Franke (1936), gezeigt worden, daß Lichtblätter einen höheren osmotischen Wert haben als Schattenblätter des gleichen Baumes. Auch die vorliegenden Untersuchungen bestätigen dies, wie aus Spalte 9—12 von Tabelle 7 ersichtlich ist; dabei dürften, wie ich feststellen konnte, die Unterschiede im osmotischen Wert, zum Teil jedenfalls, auf Unterschiede im Wassergehalt zurückzuführen sein. Die Angabe des Wassergehalts der Blätter wurde aus Raumgründen unterlassen. Die Werte sind im Originalprotokoll verzeichnet.

Bei der Beurteilung der Werte von *Tilia parv.* ist zu berücksichtigen, daß, wie bereits erwähnt, bei dieser Holzart im Gegensatz zu allen anderen zur Vermeidung von Verdunstungsverlusten die Hauptblattrippen nicht vor der Untersuchung herausgelöst worden sind. Die für die Blätterpreßsäfte bestimmten osmotischen Werte sind daher hier wahrscheinlich durch das Apoplastenwasser der Blattrippen etwas gesenkt worden.

Die für die Blätter von *Acer plat.* bestimmten Werte dürften eventuell durch die Vermischung mit dem Milchsaft beim Auspressen etwas beeinflußt sein.

In unseren Bestimmungen an Blättern finden wir weiter eine Bestätigung der von Gail (1926), Weaver und Mogensen (1919) und Walter (1931) gemachten Beobachtung, daß der osmotische Wert der Blätter im Laufe des Herbstes vor dem Vergilben allmählich ansteigt und bei dem Vergilben plötzlich absinkt. Daß es sich bei dem herbstlichen Anstieg des osmotischen Wertes um Bildung osmotisch wirksamer Stoffe handelt, dürfte daraus hervorgehen, daß die Blätter im Herbst vielfach höheren Wassergehalt besaßen als im Sommer; das Absinken des osmotischen Wertes beim Vergilben dürfte entsprechend auf Auswanderung osmotisch wirksamer Stoffe zurückzuführen sein, hatten doch ausgesprochene Schattenblätter von *Acer plat.*, die aber noch völlig grün waren, am 11. Okt. einen höheren osmotischen Wert als bereits verfärbte Lichtblätter, obwohl die letzteren einen niedrigeren Wassergehalt aufwiesen. Die am 5. Nov. untersuchten Blätter von *Quercus rubra*, deren osmotischer Wert 11,1 Atm. betrug, hatten sich bereits vom Saftkreislauf des übrigen Baumes getrennt und fielen bei leichter Berührung ab; die rotbraunen Blätter mit dem osmotischen Wert von 13,1 Atm. saßen ebenfalls bereits ziemlich locker.

Vergleichen wir in Tabelle 7 die osmotischen Werte der Blätterpreßsäfte aus Spalte 9 und 10 mit denen der Siebröhrensäfte aus Spalte 5

und 7, so ist zunächst festzustellen, daß die osmotischen Werte der Schattenblätter fast stets, die der Lichtblätter häufig unter den osmotischen Werten der Siebröhrensäfte liegen.

Dabei muß bei einem Vergleich der osmotischen Werte noch berücksichtigt werden, daß der osmotische Wert des Siebröhrensaftes, wie Tabelle 3 gezeigt hat, zur Versuchszeit nach oben zu im Baum ansteigt, daß die Lichtblätter stets von der Peripherie der Baumkronen entnommen wurden, bei einem Vergleich daher der osmotische Wert des Siebröhrensafts für die betreffende Länge der Leitungsbahnen umgerechnet werden muß. Nehmen wir, um einen Anhalt für die gesuchte Größe zu erhalten, an, daß der osmotische Wert des Siebröhrensaftes auch innerhalb der Baumkrone im selben Verhältnis weiter steigt wie im Stamm, so ergeben sich für den in der Spitze oder an der Peripherie der Baumkrone vorhandenen Siebröhrensaft unter Zugrundelegung der jeweils tatsächlich im Stamm beobachteten Gefälle die in Spalte 11, unter Zugrundelegung der aus Tabelle 3a bis 3f entnommenen durchschnittlichen Gefälle die in Spalte 12 aufgeführten Werte. Diese Werte liegen mit einzelnen Ausnahmen fast sämtlich einige Atmosphären über den beobachteten osmotischen Werten der Blätterpreßsäfte.

Betrachten wir im Sinne der Münchschen Theorie die Blätter als Erzeugungsorte und die Siebröhren als Ableitungsorgane, so wären nach der Theorie in den Blättern höhere osmotische Werte zu erwarten als in den Siebröhren. Es erhebt sich daher die Frage, ob meine Befunde gegen die Münchsche Theorie sprechen, oder vielleicht auf Ursachen methodischer Art beruhen. Hierzu ist hervorzuheben, daß im vorliegenden Fall als Erzeugungsort ja lediglich das assimilierende Blattparenchym in Betracht kommt, die kryoskopisch ermittelten und errechneten Werte aber Mittelwerte für die ganze Blattspreite darstellen. Die assimilierenden Blattparenchymzellen dürften aber, wie wir aus plasmolytisch bestimmten Vergleichswerten sehen werden, u. U. wesentlich von den kryoskopisch bestimmten Mittelwerten abweichen.

Zwar hat Overbeck (1930) am Innenparenchym von *Ecballium elaterium* und Buhmann (1935) an Speichergewebe von *Betula vulg.* völlige Übereinstimmung der plasmolytisch und kryoskopisch ermittelten Werte beobachtet. Diese Übereinstimmung gilt jedoch nur für völlig gleichartiges Gewebe; so stellten bereits Ursprung und Blum (1916), Blum (1933) auch neuerdings wieder durch plasmolytische Messungen erhebliche Unterschiede innerhalb der einzelnen Zellgruppen der Blätter fest, wobei die Palisadenzellen stets die höchsten Werte aufwiesen. Hohe Unterschiede innerhalb der Blattgewebe werden zwar von Oppenheimer (1932) auf fehlerhafte Anwendung der plasmolytischen Methode zurückgeführt[1]),

1) Übrigens fand auch Oppenheimer, daß selbst unter Berücksichtigung der Volumenkonzentration der durch Grenzplasmolyse ermittelte osmotische Wert der Blattzellen um $^1/_2$ bis $1^1/_2$ Atm. höher liegt als der mit kryoskopischer Methode gewonnene Mittelwert ganzer Blattgewebe. Er schiebt die Differenz darauf, daß die zur Grenzplasmolyse verwendete Lösung gegenüber dem Zellsaft schwach hypertonisch ist und bei Grenzplasmolyse Adhäsionskräfte zwischen Plasma und Zellwand mit überwunden werden müssen.

Tabelle 7.

Datum 1932	Baum		Siebröhrensaft					Beobachtete Werte der Preßsäfte		Für die Baumspitze errechnete Werte		Bemerkungen
								Lichtblätter	Schattenblätter	nach beob. Gefälle	nach durchschn. Gefälle	
	Nr.	Höhe m	v. Höhe m	osm. W. Atm.	v. Höhe m	osm. W. Atm.	Gefälle Atm./m	osm. W. Atm.	osm. W. Atm.	Atm.	Atm.	
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
						Quercus rubra:						
23. 8.	{ 29	14,5 }	1,5	18,4	8,0	21,9	0,54	17,8	16,8	24,9	22,6	Blätter v. Baum 85
	{ 85	13,5 }										
5. 9.	29	14,5	1,5	19,0	7,0	22,2	0,58	20,9	15,6	26,6	23,5	
5. 9.	30	19,0	1,5	18,6	7,0	20,1	0,27	20,7	17,9	23,3	23,5	
5. 9.	31	20,0	1,5	16,3	7,5	18,0	0,28	20,3	—	21,5	21,5	
11. 9.	102	10,0	1,5	18,4	—	—	—	21,7	—	—	20,8	
11. 9.	105	10,5	1,5	18,9	4,0	19,7	0,32	22,8	—	21,8	21,5	
11. 9.	106	10,5	1,5	19,0	—	—	—	22,1	—	—	21,5	
11. 9.	108	8,0	1,5	20,4	—	—	—	20,4	—	—	22,2	
12. 9.	58	22,0	1,5	16,0	—	—	—	—	17,3	—	21,7	
12. 9.	67	18,5	1,5	16,6	8,0	17,3	0,11	18,3	—	18,5	20,8	
14. 9.	114	13,0	1,5	20,6	5,0	21,6	0,29	20,9	—	23,9	23,8	
28. 9.	58	22,0	1,5	17,4	9,0	21,5	0,55	—	18,3	28,7	23,9	
28. 9.	67	18,5	1,5	16,9	8,0	17,6	0,11	18,3	—	18,8	21,1	
28. 9.	69	18,0	1,5	16,8	7,5	17,6	0,13	17,8	16,4	19,0	21,0	
13. 10.	{ 29	14,5 }	1,5	22,6	—	—	—	24,8	—	—	26,0	Blätter v. Baum 85
	{ 85	13,5 }										
13. 10.	45	18,5	1,5	20,0	7,5	21,2	0,20	24,5	—	23,4	24,6	
13. 10.	69	18,0	1,5	17,7	—	—	—	24,5	—	—	22,3	
13. 10.	70	19,0	1,5	19,6	9,5	23,1	0,44	24,5	—	27,7	25,4	
13. 10.	76	15,5	1,5	20,9	8,0	23,1	0,34	23,4	—	25,7	25,0	
14. 10.	68	20,0	1,5	18,1	7,5	19,3	0,20	20,0	—	21,8	23,1	
19. 10.	109	9,0	1,5	20,7	—	—	—	21,6	—	—	22,8	
5. 11.	111	8,5	1,5	23,8	—	—	—	{ 13,1	—	—	25,8	Blätter rotbraun
								{ 11,1	—	—	—	Blätter trocken

						Tilia parvifolia:						
6. 9.	I	17,0	1,0	16,3	8,0	18,3	0,29	16,2	14,2	20,9	20,3	
6. 9.	II	20,0	1,5	17,2	7,5	19,8	0,43	18,9	15,3	25,2	22,2	
8. 9.	III	21,0	0,0	15,6	9,0	17,6	0,22	18,2	—	20,2	20,6	
14. 10.	I	17,0	1,5	19,6	8,0	20,7	0,17	19,8	—	22,2	23,1	
14. 10.	II	20,0	1,5	19,9	8,0	20,9	0,15	20,2	—	22,7	24,1	
14. 10.	III	21,0	1,5	19,5	8,0	20,8	0,20	20,0	—	23,4	24,1	
						Acer platanoides:						
8. 9.	I	19,0	1,5	18,0	9,0	19,8	0,24	17,0	12,9	22,2	27,7	
8. 9.	II	23,0	1,5	14,4	8,0	15,7	0,20	17,5	—	18,7	26,8	Lichtblätter rot
11. 10.	V	20,0	1,3	21,4	6,0	25,1	0,79	13,8	15,2	36,2	33,8	Schattenbl. grün
11. 10.	IV	21,0	1,3	21,2	6,0	26,1	1,04	14,3	14,4	41,7	34,8	Lichtbl. vergilbt
11. 10.	III	22,0	1,3	21,1	10,0	29,3	0,94	16,8	—	40,6	35,7	Schattenbl. grün
						Castanea vesca:						
30. 8.	I	9,0	1,0	12,4	7,0	15,5	0,52	17,6	11,3	16,6	15,9	
30. 8.	II	9,0	1,5	14,5	7,0	16,8	0,42	19,7	12,3	17,6	17,5	
23. 9.	III	11,0	0,5	15,6	7,0	17,1	0,23	22,4 20,0	10,6 —	18,0 —	19,2 —	vergilbt
19. 10.	IV	9,0	1,5	17,2	—	—	—	20,0	—	—	20,1	
						Fagus silvatica:						
30. 8.		19,0	1,3	16,7	11,0	18,9	0,23	—	17,0	20,8	20,8	
12. 9.		19,0	1,3	18,5	—	—	—	—	19,5	—	22,6	
						Quercus sessiliflora:						
9. 9.	I	9,5	1,5	21,4	4,5	21,9	0,17	23,1	—	22,7	22,7	Blätter von Baum II
	II	9,0										
	III	8,0										
						Acer pseudoplatanus:						
6. 10.		13,0	1,5	18,0	—	—	—	19,7	—	—	—	
						Robinia pseudacacia:						
12. 9.	I	3/6	1,5	30,0	—	—	—	19,0	—	—	—	
12. 9.	II	3/6	1,5	28,9	—	—	—	16,4	—	—	—	
12. 9.	III	3/6	1,5	26,6	—	—	—	15,0	—	—	—	
17. 10.	IV	3/6	1,5	24,0	—	—	—	14,0	—	—	—	

doch wird seine Hypothese, daß innerhalb der Pflanzengewebe keine größeren Unterschiede im osmotischen Wert auftreten, heute von vielen Forschern, z. B. Huber (1935) und Buhmann (1935) als zu weitgehend abgelehnt. Buhmann, die sehr exakte und wichtige Vergleiche zwischen kryoskopisch ermittelten O_n-Werten und auf dem Wege der Deplasmolyse bestimmten O_g-Werten ausgeführt hat, und dabei feststellen konnte, daß die durch Deplasmolyse ermittelten O_g-Werte stets tiefer liegen als die bei normaler Plasmolyse gefundenen O_g-Werte, kommt ebenfalls zu dem allgemeinen Schluß, daß innerhalb des Blattgewebes Palisaden- und Schwammparenchymzellen die höchsten osmotischen Werte aufweisen, und daß die kryoskopisch ermittelten O_n-Werte meist unter den O_n-Werten der Palisaden- und Schwammparenchymzellen liegen. In dem von ihr angeführten Beispiel von *Pelargonium zonale* liegt z. B. der durch Deplasmolyse unter Berücksichtigung der Zellkontraktion ermittelte O_n-Wert des Palisadenparenchyms um 7 bis 13 Atm., der des Schwammparenchyms um 5 bis 9 Atm. über dem kryoskopisch ermittelten O_n-Wert des Blattgewebes.

Auch von mir wurden einige vergleichende plasmolytische und kryoskopische Untersuchungen ausgeführt, wobei als Plasmolytikum Rohrzucker verwendet wurde. Der osmotische Wert der Lösung, bei der Grenzplasmolyse eintrat, wurde jeweils kryoskopisch bestimmt. Eine Berücksichtigung der Volumenveränderung bei Plasmolyse konnte nicht erfolgen, was bei der Beurteilung der Ergebnisse, die in Tabelle 8

Tabelle 8. Vergleichende plasmolytische und kryoskopische Untersuchungen.

Holzart	Datum 1932	Plasmolyt. Werte		Kryoskop. Wert
		Schwammp. (Atm.)	Sammelz. (Atm.)	Blattdurchschn. (Atm.)
Quercus rubra	19. 10.	25,7	27,6	20,3
Quercus sessil.	18. 10.	25,7	28,8	23,6
Quercus pedunc.	20. 10.	28,0	30,3	23,6
Castanea vesca	19. 10.	26,7	30,0	20,0
Tilia parv.	20. 10.	25,7	27,6	16,8
Populus canad.	15. 10.	26,2	28,0	16,6

zusammengestellt sind, zu beachten ist. Die plasmolytisch ermittelten Werte stimmen gut mit den Ergebnissen anderer Forscher überein, so gibt z. B. Tröndle (1909) für Palisaden- und Schwammparenchym von *Tilia cordata* Rohrzuckerwerte von 20—26 Atm. an. Wie Tabelle 8 zeigt, liegt der osmotische Wert der Sammel- und Schwammparenchymzellen, selbst wenn man wegen Vernachlässigung der Volumenveränderung einen Abzug macht, stets wesentlich über den am gleichen Material bestimmten kryoskopischen Durchschnittswerten der ganzen Blätter; Sammelzellen zeigen dabei

stets den höheren osmotischen Wert. Diese Ergebnisse bestätigen voll die oben angeführten Beobachtungen von Ursprung und Blum (1916) und Buhmann (1935); werden sie bei Betrachtung von Tabelle 7 berücksichtigt, so ergibt sich mit einzelnen noch näher zu besprechenden Ausnahmen stets ein osmotisches Gefälle von Blattparenchym zu Siebröhrensaft, so wie es die Münchsche Druckstromtheorie voraussetzt.

Dies Gefälle kann nicht ohne weiteres angenommen werden bei den Untersuchungen von *Quercus rubra* Baum 111 am 5. Nov. und von *Acer plat.* am 11. Okt. In diesen Fällen waren die untersuchten Blätter bereits im Abbau begriffen oder zum Teil sogar von dem Saftkreislauf des Baumes getrennt.

Nicht ohne weiteres vorausgesetzt werden kann das osmotische Gefälle vom Assimilationsparenchym zum Siebröhrensaft bei *Robinia pseud.*, bei der die osmotischen Werte für Siebröhrensaft sehr hoch lagen[1]). Ob in diesem Falle der O_n-Wert der Palisaden- und Schwammparenchymzellen weiter von dem kryoskopisch bestimmten Durchschnitt des ganzen Blattes abweicht als bei anderen Holzarten, oder evtl. für das Ausscheiden der Assimilate aus den assimilierenden Zellen in die Siebröhren die von Phillis und Mason (1933) aufgestellte Drüsentheorie von Bedeutung ist, kann an dieser Stelle nicht entschieden werden.

Phillis und Mason (1933) suchten neuerdings die Münchsche Druckstromtheorie durch Bestimmung der Zuckerkonzentration in Preßsäften von Blattspreiten und Blattrippen zu prüfen. Sie fanden im allgemeinen in den Blattspreiten (einschließlich feiner Blattrippen) einen niedrigeren Zuckergehalt als in den Hauptrippen und schließen daraus, daß der Zuckertransport in die Siebröhren entgegen dem Konzentrationsgefälle erfolge. Diese Beweisführung ist nicht zwingend: Aus den Untersuchungen von Iljin (1929, 1933) und Steiner (1933, 1935) wissen wir, daß die Zucker am osmotischen Wert nur mit einem mäßigen (i. a. 10—30%) und oft wechselnden Prozentsatz beteiligt sind; das osmotische Gesamtgefälle braucht daher mit dem für Rohrzucker nicht übereinzustimmen. Eine Zunahme des Zuckergehalts vom Mesophyll zu den Nerven würde übrigens mit der Druckstromtheorie insofern in Einklang stehen, als sie den Zuckeraustritt durch bloße Diffusion ausschließt. Daß aber diese Zunahme des Zuckergehalts vom assimilierenden Gewebe zu den Nerven tatsächlich vorhanden ist, ist durch die Untersuchungen von Phillis und Mason noch nicht erwiesen,

1) Die von Münch (1930) für September angegebenen Werte von *Robinia pseud.* liegen mit 25,8, 37,5 und 34,3 Atm. bei Zimmertemperatur ebenfalls sehr hoch.

denn für ihre Blattmittelwerte gilt all das, was oben (S. 19ff.) über kryoskopisch bestimmte Blattmittelwerte gesagt wurde.

Zum Vergleich mit den im vorstehenden beschriebenen Versuchen sei noch ein ähnlicher Versuch an *Humulus lupulus* vom 5. Okt. 1932 angeführt; bei dieser Pflanze kann durch Anschneiden auch aus den Blattrippen Siebröhrensaft gewonnen werden, die austretenden Mengen sind jedoch sehr gering, so daß evtl. Verdunstungsverluste bei ihrer Gewinnung das Ergebnis beeinflußt haben können.

Die Untersuchung ergab im einzelnen folgende Werte:

	osm. Wert	Wassergehalt
Siebröhrensaft des Stammes aus 0,5 m Höhe	22,0 Atm.	—
Siebröhrensaft der Blattrippen aus 1,5—2,5 m Höhe ...	25,4 „	—
Preßsaft der Blätter mit Blattrippen	21,6 „	66,2 %

Auch hier zeigt sich, wie bei den übrigen Versuchen, ein Gefälle im Siebröhrensaft von oben nach unten und ein verhältnismäßig niedriger osmotischer Wert des Blätterpreßsaftes, der sich jedoch unter Berücksichtigung der Ergebnisse von Tabelle 8 mit der Münchschen Druckstromtheorie in Einklang bringen läßt.

III. Die osmotischen Werte stofferzeugender und stoffverbrauchender Gewebe.

1. Vergleich von wachsenden und ausgewachsenen Blättern ein und derselben Pflanze.

Im folgenden seien einige Versuche mit wachsenden und ausgewachsenen Blättern ein und derselben Pflanze dargestellt, die mir einen guten Einblick in die osmotischen Verhältnisse von verbrauchenden und erzeugenden Geweben zu geben scheinen. In der Literatur sind Angaben über wachsende und ausgewachsene Blätter mehrfach vorhanden, sie beruhen jedoch in einzelnen Fällen auf Versuchen mit nicht ganz einwandfreien Methoden und widersprechen sich zum Teil.

Während Copeland (1896), Dixon und Atkins (1915), Ursprung und Blum (1916), Weaver und Mogensen (1919), Walter (1925, 1929 und 1931), Iljin (1929) und Braun-Blanquet und Walter (1931) feststellen konnten, daß die Pflanzen beim Austreiben oder im jugendlichen Zustand stets den niedrigsten osmotischen Wert (O_j) aufweisen — Walter machte dabei die Einschränkung, daß abweichend von dieser Regel bei Sukkulenten jüngere Pflanzenteile einen höheren osmotischen Wert besitzen als ältere — fanden Pringsheim (1906) und Lambrecht (1929) in jüngeren Trieben stets höhere osmotische Werte als in älteren. Die meisten dieser vergleichenden Versuche sind jedoch nicht an ein und derselben Pflanze ausgeführt worden und geben somit keinen sicheren Einblick in die gleichzeitig herrschenden osmotischen Verhältnisse von Bildungs- und Verbrauchsorganen. Nur die Untersuchungen von Walter (1931) dürften außer einzelnen anderen Angaben hierüber Aufschluß geben. Er untersuchte ausgewachsene Blätter und im Wachstum befindliche Blätter von Johannistrieben an *Fagus silv.* und *Quercus sess.* und stellte bei den im Wachstum begriffenen Blättern der Johannis-

triebe einen niedrigeren osmotischen Wert fest als bei ausgewachsenen Blättern des gleichen Baumes.

Von mir wurden derartige vergleichende Untersuchungen an 15 verschiedenen Holzarten ausgeführt, und zwar zunächst im Sommer, Ende Juli/Anfang August. Blätter der Johannistriebe und im Frühjahr ausgebildete, ausgewachsene Blätter wurden dabei stets zur gleichen Zeit und von gleichen Ästen, also unter völlig gleichen Bedingungen entnommen. Dabei wurden zur Erlangung vergleichbarer Werte im Gegensatz zu den übrigen Untersuchungen der vorliegenden Arbeit stets ganze Blätter mit Blattrippen, aber ohne Stiel verarbeitet, da bei den zarten, noch im Wachstum begriffenen Blättchen der Johannistriebe ein Auslösen der Blattrippen nicht möglich war.

Wie Tabelle 9, in der die Ergebnisse dieser Untersuchungen zusammengestellt sind, zeigt, liegt Ende Juli/Anfang August der osmotische Wert der wachsenden Blätter der Johannistriebe bei den untersuchten Pflanzen stets wesentlich, bei *Quercus rubra* sogar mehr als 7 Atm. unter dem osmotischen Wert der im Frühjahr ausgebildeten, ausgewachsenen Blätter. Sehr instruktiv erscheint mir vor allem das Ergebnis der Untersuchung von *Quercus pedunculata* am 26. Juli 1932. Hier wurden Johannistriebblätter in verschiedenen Wachstumsstadien mit den im Frühjahr ausgebildeten Blättern gleicher Triebe verglichen. Das Beispiel zeigt, daß der osmotische Wert wachsender Blätter um so mehr steigt, je weiter die Blätter ausgebildet sind, je intensiver sie an der Assimilation teilnehmen können.

Diese Beobachtung wird auch bestätigt durch die zweite Versuchsserie, die im Herbst, Ende September/Anfang Oktober, als die Johannistriebblätter voll ausgewachsen waren, an allen Bäumen noch einmal durchgeführt wurde, an denen im Sommer der erste Vergleich vorgenommen worden war. Der osmotische Wert der Johannistriebblätter ist, wie Tabelle 9 zeigt, seit August erheblich gestiegen und von dem der im Frühjahr ausgebildeten Blätter kaum unterschieden. In sehr vielen Fällen liegt der osmotische Wert der Johannistriebblätter sogar etwas über dem der im Frühjahr ausgebildeten Blätter. Es mag das dadurch bedingt sein, daß die Johannistriebblätter infolge günstigerer Lichtverhältnisse eine intensivere Assimilationstätigkeit entfalten mögen als die im Frühjahr ausgebildeten Blätter.

Der Vergleich des Wassergehalts der wachsenden und ausgewachsenen Blätter bei der ersten Untersuchung im Sommer zeigte, daß die jungen wachsenden Blättchen meist etwas wasserreicher waren als die

Tabelle 9. Vergleich des osmotischen Wertes von wachsenden und ausgewachsenen Blättern ein und derselben Pflanze[1]).

Holzart	Datum 1932	Osmotischer Wert (Atm.) Blätter der Johannestriebe	Im Frühjahr ausgebildete ausgewachsene Blätter	Differenz
Acer pseudoplatanus ..	29. 7.	10,8	14,3	3,5
	30. 9.	12,8	12,8	0,0
Acer platanoides	29. 7.	9,8	11,0	1,2
	30. 9.	10,8	10,8	0,0
Alnus glutinosa	8. 8.	8,9	14,3	5,4
	30. 9.	15,9	15,4	— 0,5
Betula verrucosa	11. 8.	10,4	16,1	5,7
	1. 10.	15,7	15,5	— 0,2
Carpinus betulus	29. 7.	9,4	14,9	5,5
	30. 9.	15,6	15,4	— 0,2
Fagus silvatica	8. 8.	10,0	16,5	6,5
	30. 9.	15,9	14,8[2])	— 1,1
Fraxinus excelsior ...	29. 7.	9,4	13,8	4,4
	30. 9.	17,6	16,5	— 1,1
Populus canadensis ..	11. 8.	11,1[3])	15,2	4,1
	30. 9.	15,9	15,9	0,0
Salix purpurea	8. 8.	13,0	18,8	5,8
	30. 9.	17,6	16,6	— 1,1
Sambucus nigra	29. 7.	11,5	13,8	2,3
	30. 9.	15,1	14,7	— 0,4
Quercus rubra	8. 8.	10,0	17,4	7,4
	30. 9.	16,0	15,4	— 0,6
Quercus pedunculata ..	25. 7.	11,1	15,0	3,9
	12. 9.	20,0	20,5	0,5

	Osmotischer Wert (Atm.)	Osm. Gefälle vom ausgeb. Blatt (Atm.)
Quercus pedunculata:		
Baum I. 26. 7. 32		
Jüngste Blätter der Johannistriebe	9,9	5,3
Mittlere „ „ „	11,3	3,9
Ältere „ „ „	11,8	3,4
Rinde der Johannistriebe	11,2	—
Im Frühjahr ausgebildete Blätter	15,2	—
Rinde der im Frühjahr ausgebildeten diesjähr. Triebe	12,0	—
Rinde der vorjährigen Triebe	11,6	—
Baum II. 25. 7. 32		
Ältere Blätter der Johannistriebe	11,1	3,9
Rinde der Johannistriebe	10,9	—
Im Frühjahr ausgebildete Blätter	15,0	—
Rinde der im Frühjahr ausgebildeten diesjähr. Triebe	11,0	—
Rinde der vorjährigen Triebe	10,2	—

1) Neben dem osmotischen Wert wurde in allen Fällen der Wassergehalt bestimmt: er war für die Johannistriebe bei der ersten Probe (Juli/Aug.) im Mittel 4,8%, bei der zweiten (Sept. bzw. 1. Okt.) 1,8% höher als für ausgewachsene Blätter. Die einzelnen Werte sind im Originalprotokoll bei der Forstl. Hochschule Tharandt verzeichnet.

2) Vergilbend.

3) Aus der wachsenden Spitze ausgeschwitzter Saft 9,4 Atm.

ausgewachsenen Blätter; die Unterschiede waren jedoch im allgemeinen im Verhältnis zu den relativ großen Unterschieden des osmotischen Wertes nicht sehr bedeutend. Sie dürften vor allem durch verschiedenen Gehalt der Blätter an Festigungsgewebe bedingt und somit für den Unterschied im osmotischen Wert nicht allein entscheidend sein. Dies zeigt deutlich das Beispiel von *Quercus ped.* vom 26. Juli 1932, bei dem osmotischer Wert und Wassergehalt nicht gleichsinnige Veränderungen aufwiesen. Bei der zweiten Untersuchung im Herbst waren die Unterschiede im Wassergehalt der verschiedenen Blätter meist nicht mehr so groß wie im Sommer. Die Tatsache aber, daß im Herbst die Johannistriebblätter trotz höheren Wassergehalts fast stets gleichen, oft auch höheren osmotischen Wert aufwiesen als die im Frühjahr ausgebildeten Blätter, zeigt, daß die Unterschiede im osmotischen Wert nicht allein auf Unterschiede im Wassergehalt zurückgeführt werden können, sondern durch verschiedene osmotische Wirksamkeit der vorhandenen Substanzen bedingt sind.

Zwei ähnliche Versuche an *Larix europ.* und *Pseudotsuga Douglasii* seien in diesem Zusammenhang noch erwähnt. Auch hier konnten wachsende und ausgewachsene Organe ein und derselben Pflanze miteinander verglichen werden. Beide Holzarten eignen sich zu dem Vergleich insofern besonders gut, als ihre Höhentriebe das Spitzenwachstum erst sehr spät einstellen; im August findet man daher an ein und denselben Trieben unten ausgewachsene und oben noch im Wachstum begriffene Teile. Zum Vergleich wurde im Oktober, als das Höhenwachstum völlig abgeschlossen war, nochmals eine entsprechende Bestimmung der osmotischen Werte vorgenommen. Vor der Verarbeitung der Triebe wurde der Holzkörper stets herausgelöst, da vergleichende Versuche zeigten [so auch neuerdings Thren (1934)], daß er den osmotischen Wert der Preßsäfte von Nadelholzzweigen wesentlich beeinflussen kann. Die Auslösung konnte leicht ohne Verdunstungsverluste erfolgen.

Wie Tabelle 10 zeigt, sind im August, als das Wachstum noch nicht abgeschlossen war, Unterschiede im osmotischen Wert zwischen dem unteren ausgewachsenen und oberen wachsenden Teil der letzten Höhentriebe vorhanden, und zwar herrscht wieder deutlich ein osmotisches Gefälle vom ausgewachsenen zum wachsenden Organ, vom Erzeugungsort zum Verbrauchsort. Daß die Unterschiede in diesem Fall nicht so groß sind wie bei den entsprechenden Versuchen mit Johannistrieben anderer Holzarten, mag darauf zurückzuführen sein, daß jeweils der ganze untere bzw. obere Teil der Triebe verwendet wurde, so daß intensive Unterschiede durch den mittleren,

Tabelle 10. Vergleich wachsender und ausgewachsener Teile von *Larix europaea* und *Pseudotsuga Douglasii*.

Datum 1932	Oberer Teil des letzten Höhentriebes		Unterer Teil des letzten Höhentriebes		Differenz	
	osm. Wert (Atm.)	Wassergehalt (%)	osm. Wert (Atm.)	Wassergehalt (%)	osm. Wert (Atm.)	Wassergehalt (%)
Nadeln und Rinde von *Larix europaea*:						
11. 8.	15,6	75,5	16,4	70,9	0,8	— 4,6
22. 10.	21,7	63,3	20,2	58,8[1])	— 1,5	— 4,5
Nadeln und Rinde von *Pseudotsuga Douglasii*:						
21. 8.	15,1	71,0	15,5	70,8	0,4	— 0,2
4. 10.	18,8	68,2	18,8	68,2	0,0	0,0

fast ausgewachsenen Teil der Triebe verwischt worden sein mögen. Nach Beendigung des Höhenwachstums zeigt der untere und obere Teil des Leittriebes von *Pseudotsuga Dougl.* keinerlei Unterschiede mehr. Bei *Larix europ.* liegt der osmotische Wert des oberen Teils trotz höheren Wassergehalts um 1,5 Atm. über dem des unteren Teils. Das mag dadurch bedingt sein, daß die Nadeln des unteren Teils bereits zu vergilben anfingen, während die Spitze der Triebe noch grün war.

2. Vergleich von Blättern und wachsenden Früchten ein und derselben Pflanze.

Eine weitere Möglichkeit, die osmotischen Verhältnisse der Bildungs- und Verbrauchsorgane zu studieren, schien mir auch der Vergleich von Blättern und Früchten ein und derselben Pflanze zu bieten. In der Literatur sind Angaben über derartige Versuche kaum vorhanden. Overbeck (1930) untersuchte zu anderen Zwecken die osmotischen Verhältnisse in Blättern und verschiedenen Fruchtschichten von *Ecballium elat.* und gibt als osmotischen Wert der Blätter 8,94 und 9,03 Atm., der Fruchtschichten Werte zwischen 5,90 und 7,65 Atm. an.

Von mir wurden zunächst im Sommer, Ende Juli/Anfang August, als die Früchte der untersuchten Pflanzen noch völlig unreif waren, Vergleiche zwischen dem osmotischen Wert von Blättern und Früchten durchgeführt. Dabei wurden die Blätter stets aus unmittelbarer Umgebung der Früchte entnommen. Wie die in Tabelle 11 zusammengestellten Ergebnisse erkennen lassen, liegt bei den untersuchten Pflanzen im Sommer ausnahmslos der osmotische Wert wachsender Früchte erheblich unter dem der assimilierenden Blätter[2]).

1) Vergilbend.

2) Nach Abschluß dieser Arbeit erschien die Veröffentlichung von Chien-Ren-Chu, der zu dem gleichen Ergebnis kommt.

Tabelle 11. Vergleich des osmotischen Wertes von Früchten und Blättern ein und derselben Pflanze.

Holzart	Datum 1932	Blätter		Früchte		Osm. Gefälle von Blättern zur Frucht (Atm.)
		osm. Wert (Atm.)	Wassergehalt (%)	osm. Wert (Atm.)	Wassergehalt (%)	
Prunus serotina	26. 7.	24,6	57,9	14,4	65,3	10,2
Symphoricarpus racemosa	8. 8.	21,8	61,8	13,6	77,1[1])	8,2
				12,2	73,9[2])	9,6
Humulus lupulus	5. 10.	21,6	66,2	15,8	60,2	5,8
Pirus floribunda	29. 7.	20,6	58,8	12,9	80,0[3])	7,7
	20. 10.	22,2	58,7	24,2	80,3	— 2,0
Pirus Siversii	29. 7.	23,4	61,9	15,1	81,8	8,3
	30. 9.	22,2	61,2	26,6	81,0	— 4,4
Speiseapfel	11. 8.	21,9	60,0	12,8	87,2	9,1
	20. 10.	23,1	59,4	19,9	84,9	3,2
				20,2[4])	84,9	2,9
Rhamnus frangula	29. 7.	14,6	69,5	9,2	79,8[5])	5,4
	30. 9.	16,0	67,3	18,4	74,9	— 2,4
Sambucus nigra	8. 8.	15,3	73,9	8,8	81,9	6,5
	4. 10.	13,0	80,8	21,1	77,9[6])	— 8,1
Alnus glutinosa	8. 8.	15,0	66,4	8,4	76,1	6,6
	30. 9.	15,4	63,0	7,8	69,6	7,6
Tilia grandifolia	29. 7.	17,3	62,8	8,8	84,8	8,5
	4. 10.	19,4	64,9	— [7])	16,7	—
Quercus pedunculata	26. 7.	16,8	57,1	11,8[8])	66,6	5,0
	26. 7.	15,0[9])	60,0	12,1[8])	67,3	2,9
	12. 9.	20,5	53,3	10,1[8])	74,2	10,4
	20. 9.	20,7	53,1	9,9	57,6	10,8
	20. 9.	17,0[10])	54,3	9,6	62,8	7,4
	20. 10.	23,6	53,6	19,3	47,2	4,3
	20. 10.	19,7	62,8	19,3	47,2	0,4

Die Werte von *Prunus serot.* müssen dabei unter Vorbehalt betrachtet werden, da die Versuchsproben durch Hitze abgetötet wurden, und dies Verfahren bei *Prunus*-Arten eventl. den osmotischen Wert des Preßsaftes verändern kann; fand doch Walter (1928), daß der osmotische Wert von *Prunus laurocerasus* durch Amygdalinspaltung beim Abtöten durch Erhitzen um 2 Atm. gestiegen war.

Um festzustellen, ob der im Sommer beobachtete niedrige osmotische Wert ein charakteristisches Merkmal der Früchte überhaupt sei, wurde an fast allen im Sommer untersuchten Holzarten im späteren Herbst nochmals eine zweite vergleichende Untersuchung vorgenommen,

1) d = 1 mm; 2) d = 3 mm; 3) d = 10 mm; 4) durch Kälte getötet; 5) d = 1—4 mm; 6) überreif; 7) ergab keinen Preßsaft; 8) mit Cupula, Stiele derselben 13,5 Atm., 57,3% Wassergehalt; 9) Schattenblätter aus 4 m Höhe; 10) Schattenblätter aus unmittelbarer Umgebung der Eicheln.

als die meisten der Früchte bereits mehr oder weniger reif waren. Mit Ausnahme von *Alnus glut.*, deren Zäpfchen allerdings noch grün und unreif waren, ist, wie Tabelle 11 erkennen läßt, der osmotische Wert aller Früchte seit der ersten Untersuchung im Sommer wesentlich gestiegen. Er liegt jetzt sogar meist über dem der assimilierenden Blätter. Der Wassergehalt der Früchte hat sich dabei gegenüber der ersten Bestimmung im Sommer vielfach nicht stark verändert, so daß deutlich ersichtlich ist, daß die Steigerung des osmotischen Wertes auf Zuwanderung oder Neubildung osmotisch wirksamer Stoffe zurückzuführen ist.

Dieses Ansteigen des osmotischen Wertes wachsender Früchte mit zunehmender Reife scheint zunächst nicht der Fall zu sein bei dem angeführten Beispiel von *Quercus ped.* Von dem letzten starken Anstieg im Oktober sinken die osmotischen Werte der Früchte zunächst scheinbar von 12,1 (bzw. 11,8) Atm. am 26. Juli über 10,1 Atm. am 12. Sept. auf 9,9 (bzw. 9,6) Atm. am 20. Sept. Hierbei ist aber zu berücksichtigen, daß die am 26. Juli und 12. Sept. aufgeführten Werte für Eicheln mit Cupula gemessen wurden, da eine Trennung von Eichel und Cupula damals noch nicht möglich war; die Werte vom 20. Sept. und 20. Okt. wurden demgegenüber aber nur für den wachsenden Samen[1]) allein bestimmt. Wie groß aber die Unterschiede im osmotischen Wert von Cupula und wachsendem Samen sein können, geht aus den in Tabelle 12 zusammengestellten Versuchsreihen hervor. Solange der Same noch nicht reif ist, liegt sein osmotischer Wert weit

Tabelle 12.

Holzart	Datum 1932	Blätter		Cupula		Same		Same mit Cupula	
		osm. Wert (Atm.)	Wassergehalt (%)	osm. Wert (Atm.)	Wassergehalt (%)	osm. Wert (Atm.)	Wassergehalt (%)	osm. Wert (Atm.)	Wassergehalt (%)
Castanea vesca	8. 8.	19,7	59,2	—	—	—	—	10,5	68,7
	23. 9.	22,4	54,7	11,6	63,7	9,9	72,9	—	—
	19. 10.	20,0	56,5	12,1	79,8	15,3	58,3	—	—
Quercus sessiliflora	8. 8.	17,2	56,0	—	—	—	—	11,7	62,0
	20. 9.	20,9	55,1	—	—	9,6	61,2	—	—
	4. 10.	20,2	58,6	16,2	54,6	10,8	60,4[2])	—	—
Quercus rubra	8. 8.	18,4	53,6	—	—	—	—	14,8	63,2
	11. 9.	22,8	52,4	—	—	13,3	48,3	—	—
	28. 9.	18,3	54,3	13,6	57,5	9,6	57,3	—	—
	13. 10.	24,8	52,1[3])	—	—	17,4	46,9	—	—

1) Eicheln ohne Fruchtschale.
2) Ohne Schale. (Noch grüne Eicheln: 10,9 Atm., 54,0%.)
3) Blätter angegilbt.

unter dem der Cupula. Ein ähnlicher Befund wurde neuerdings andeutungsweise von Walter (1936) veröffentlicht. Er fand bei Mangrovepflanzen zwischen Fruchthülle und Keimlingsgewebe einen osmotischen Sprung, den er durch die Annahme eines wassersezernierenden Drüsengewebes in der Plazentargegend erklärt. Für die von mir untersuchten Pflanzen dürfte diese Erklärung kaum ausreichend sein. Zeigt doch vor allem das Beispiel von *Castanea vesca*, bei der der osmotische Wert des Samens mit zunehmender Reife stark ansteigt, deutlich, daß bei den von mir untersuchten Pflanzen das osmotische Gefälle von Cupula zu Same nur vorhanden ist, solange der Same noch unreif ist und wächst. Ich möchte es daher vielmehr gerade als charakteristisches Merkmal des wachsenden Samens ansehen, daß er nur einen verhältnismäßig niedrigen osmotischen Wert besitzt. Der osmotische Wert der Cupula, die natürlich zum Teil ebenfalls noch im Wachstum begriffen ist, dürfte wohl im allgemeinen infolge eigener Assimilationstätigkeit höher liegen als derjenige des unreifen Samens, zu dessen Ernährung sie mit beitragen mag.

Das Ergebnis der im vorstehenden Kapitel besprochenen Versuchsserien stimmt mit dem des vorigen Abschnittes ganz überein insofern, als wachsende Pflanzenteile einen niedrigeren osmotischen Wert aufweisen als ausgewachsene, und in der Pflanze im Hinblick auf Blätter und Früchte ein osmotisches Gefälle besteht von den Orten der Erzeugung zu den Orten des Verbrauchs.

3. Untersuchungen an Keimlingen.

Auch bei der Untersuchung von Keimlingen glaubte ich Einblick in die osmotischen Verhältnisse von Speicher- und Verbrauchsgeweben der Pflanze erhalten zu können. Die Keimlinge wurden mit einigen Ausnahmen im Wald gesammelt; Wurzeln und Kotyledonen wurden zunächst mit Leitungswasser, nachfolgend mit destilliertem Wasser gesäubert und dann mit Fließpapier von oberflächlich anhaftender Feuchtigkeit getrocknet. Kotyledonen wurden stets ohne Samenschale verwendet.

Zunächst sei ein Versuch mit Keimlingen von *Fagus silv.* mitgeteilt. Wie Tabelle 13 zeigt, sinkt der osmotische Wert der Kotyledonen nach der Keimung bei Ausbildung der ersten Würzelchen und Sprosse stark ab, später hält er sich ziemlich konstant. Der osmotische Wert der Primärblätter liegt zunächst etwas unter, später etwa 1 Atm. über dem der Kotyledonen. Die Wurzeln zeigen in den beiden untersuchten Fällen einen wesentlich niedrigeren osmotischen Wert als

Tabelle 13. Keimlinge von *Fagus silvatica*.

	25. 5.		6. 6.		17. 6.		26. 6.	
	osm. Wert (Atm.)	Wassergehalt (%)	osm. Wert (Atm.)	Wassergehalt (%)	osm. Wert (Atm.)	Wassergehalt (%)	osm. Wert (Atm.)	Wassergehalt (%)
Primärblätter entrippt.	— —	— —	9,5 —	73,4 —	10,5 —	67,6 —	10,2 10,1	67,0 67,0
Sproß	—	—	8,4	75,3	—	—	9,6	70,7
Kotyledonen	13,9[1])	73,8	9,7	77,6	9,2	77,4	9,3	76,2[2])
Hypokotyles Glied	—	—	7,4	81,2	—	—	9,2	72,3
Wurzeln	—	—	4,5	85,0	—	—	4,8	84,4

alle anderen Pflanzenteile. Wir werden später hierauf noch näher zu sprechen kommen.

An Keimlingen von *Quercus sess.* wurde ebenfalls ein vergleichender Versuch ausgeführt. Keimende und eben gekeimte Eicheln, deren Sprosse noch farblos und etioliert waren, wurden unter der Laubdecke gesammelt. Zum Vergleich wurden auch ältere Keimlinge untersucht, die ihre Primärblätter bereits voll entfaltet und längere Zeit dem Licht ausgesetzt hatten.

Ausnahmsweise konnte bei dieser Versuchsserie die Verarbeitung des Materials erst 6 Stunden nach der Probenahme erfolgen. Bis dahin wurden die Keimlinge bei vollem Tageslichtgenuß mit den Wurzeln in Wasser gestellt.

Die Ergebnisse der Untersuchung sind in Tabelle 14 zusammengestellt. Wurzeln und etiolierte Sprosse zeigen deutlich niedrigeren

Tabelle 14. Keimlinge von *Quercus sessiliflora*.
Wurzeln und Kotyledonen gewaschen, bis zur Verarbeitung $^1/_2$ Tag in Wasser gestellt, dann leicht mit Fließpapier von oberflächlich anhaftendem Wasser befreit.

	Datum 1932	Wurzeln osm. Wert (Atm.)	Kotyledonen osm. Wert (Atm.)	Sproß osm. Wert (Atm.)	Primärblätter osm. Wert (Atm.)
Keimende vorjährige Eicheln	25. 6.	—	16,6	—	—
Eben gekeimte vorjährige Eicheln (Sproß noch farblos, unter Laub)	25. 6.	5,6	15,8	8,7	—
Ältere Keimlinge	25. 6.	6,3	16,1	14,9	20,9

1) Eben gekeimte Bucheln, noch in der Samenschale.
2) Vergilbende Kotyledonen 11,4 Atm., 71,8% Wassergehalt.

osmotischen Wert als die Kotyledonen, die wieder wie im vorigen Versuch ihren höchsten osmotischen Wert bei der Keimung aufweisen, d. h. so lange sie noch keine Nährstoffe an wachsende Gewebe abgegeben haben. Der osmotische Wert der Primärblätter der älteren Keimlinge liegt wesentlich über dem aller anderen untersuchten Organe.

Ein ähnlicher Versuch wurde auch an Keimlingen von *Quercus rubra* ausgeführt. Zum Vergleich wurde dabei später noch der osmotische Wert ungekeimter, eben abgefallener Eicheln (ebenfalls ohne Schale)

Tabelle 15. Keimlinge von *Quercus rubra*.
Wurzeln und Kotyledonen gewaschen und mit Fließpapier leicht getrocknet.

	Datum 1932	Wurzeln		Kodyledonen		Sproß		Primärblätter	
		osm. Wert (Atm.)	Wassergehalt (%)	osm. Wert (Atm.)	Wassergehalt (%)	osm. Wert (Atm.)	Wassergehalt (%)	osm. Wert (Atm.)	Wassergehalt (%)
Eben abgefallene Eicheln..	13. 10.	—	—	17,8	54,4	—	—	—	—
Eben gekeimte vorjährige Eicheln.....	9. 8.	5,8	76,4	15,2	74,2	8,8	82,8	—	—
Ältere Keimlinge (Prim. Bl. eben entfaltet)	9. 8.	6,0	77,7	13,9	76,5	9,7	76,9	9,1	76,6
Ältere Keimlinge.....	9. 8.	5,1	78,5	11,1	76,5	9,9	72,1	12,0	74,5

bestimmt. Ihr osmotischer Wert ist, wie Tabelle 15 zeigt, wohl zum Teil als Folge des geringen Wassergehalts von allen bestimmten Werten bei weitem der höchste. Im übrigen entsprechen die Ergebnisse völlig den bisherigen Beobachtungen; neu ist aber bei diesem Versuch die Bestimmung an Keimlingen, deren Primärblätter sich eben entfaltet haben. Hier liegt der osmotische Wert der Primärblätter erheblich unter dem der Kotyledonen, die den höchsten osmotischen Wert aller untersuchten Teile dieser Keimlinge aufweisen, obwohl innerhalb der Keimlinge keine wesentlichen Unterschiede im Wassergehalt auftreten.

Interessant scheint mir der Vergleich dieser Keimlinge mit den älteren, deren Primärblätter schon längere Zeit ausgebildet waren: Während der osmotische Wert der Kotyledonen mit weiterer Ausbildung der Keimlinge fast um 3 Atm. gesunken ist, ist der osmotische Wert der Primärblätter annähernd um den gleichen Wert gestiegen.

Das Ansteigen des osmotischen Werts der Primärblätter mit zunehmendem Alter legt die Vermutung nahe, daß eigene Assimilationstätigkeit der Primärblätter hierzu wesentlich beitragen möge. Näheren Aufschluß hierüber sollte ein vergleichender Versuch an *Quercus sess.*

geben, bei dem die Assimilation bei einem Teil des Materials durch Verdunkelung ausgeschaltet wurde. Die Eicheln wurden Anfang Juli in Sägespänen zum Keimen angesetzt und zum Teil in der Dunkelkammer, zum Teil bei vollem Lichtgenuß aufgezogen.

Die Ergebnisse des vergleichenden Versuchs sind in Tabelle 16 zusammengestellt. Bei beiden Versuchsreihen zeigt sich wieder deut-

Tabelle 16. Keimlinge von *Quercus sessiliflora*.
Eicheln vom Vorjahr unter Wasser aufbewahrt; ausgesät in Sägespäne, zum Teil bei Licht, zum Teil in der Dunkelkammer.

	Datum 1932	Wurzeln		Kotyledonen		Sproß		Primärblätter	
		osm. Wert (Atm.)	Wassergehalt (%)	osm. Wert (Atm.)	Wassergehalt (%)	osm. Wert (Atm.)	Wassergehalt (%)	osm. Wert (Atm.)	Wassergehalt (%)
Im Licht erzogen:									
Ungekeimte Eicheln	15. 7.	—	—	19,7	65,7	—	—	—	—
	15. 7.	—	—	19,9	65,7	—	—	—	—
Eben gekeimte Eicheln (Wurzeln 2—8 cm)	15. 7.	—	—	18,3	68,9	—	—	—	—
Keimende Eicheln (Sproß gerade entfaltet).....	15. 7.	8,2	84,6	16,3	71,8	9,1	81,4	—	—
	15. 7.	—	—	16,1	71,8	—	—	—	—
Ältere Keimlinge (mehrere Blätter ausgebildet)	31. 8.	10,1	71,4	14,4	73,8	12,3	61,1	17,1	63,5
In der Dunkelkammer erzogen:									
Gekeimte Eicheln (Sprosse 3—8 cm)	27. 7.	8,1	80,3	16,4	75,0	10,7	81,5	—	—
	27. 7.	—	—	16,1	73,9	—	—	—	—
Ältere Keimlinge (Höhenwachstum beendet).....	24. 8.	10,6	70,4	12,0	81,9	12,1	76,6	12,5	81,7

lich das Absinken des osmotischen Wertes der Kotyledonen mit zunehmendem Wachstum der Keimlinge. Während aber bei den im Licht erzogenen Keimlingen sowie in allen bisherigen Versuchen der osmotische Wert ausgewachsener Primärblätter wesentlich über den der Kotyledonen steigt, liegt bei den im Dunkeln erzogenen Keimlingen der osmotische Wert ausgewachsener Primärblätter kaum über dem der Kotyledonen.

Die oben ausgesprochene Vermutung, daß vor allem die eigene Assimilation der Primärblätter die Ursache dafür sei, daß deren osmotischer Wert rasch über den der Kotyledonen steigt, dürfte damit für die Versuchspflanzen bestätigt sein. Wenn trotz der Verdunkelung der osmotische Wert der Primärblätter etwas über den der Kotyledonen

gestiegen ist, so kann die kleine Differenz nicht mit Sicherheit gedeutet werden.

Nach der Münchschen Theorie könnte der osmotische Wert im Speichergewebe höchstens bis zum Wert der wachsenden Gewebe, die es mit Nährstoffen versorgt, sinken; ein weiteres Sinken müßte zunächst eine Rückströmung des Bildungssaftes zur Folge haben. Nehmen wir jedoch an, daß sich die Kotyledonen durch Bildung von Trennungsschichten, Verstopfung der Siebröhren mit Kallus und andere Strömungshemmungen bereits vom übrigen Saftkreislauf abgeschlossen haben, so ist ein weiteres Sinken ihres osmotischen Wertes, z. B. durch Veratmung, durchaus denkbar.

Ähnlich dürfte z. B. auch die Tatsache zu erklären sein, daß beim Vergilben der Blätter diese ihren osmotischen Wert stark herabsetzen, während der osmotische Wert des Siebröhrensaftes stets wesentlich höher beobachtet werden konnte (vgl. Tabelle 7).

Zusammenfassend können wir also feststellen, daß bei den untersuchten Keimlingen im allgemeinen ein osmotisches Gefälle von den Kotyledonen zu den wachsenden Sprossen und Primärblättern auftritt solange, als die Primärblätter nicht durch eigene Assimilation osmotisch wirksame Substanzen in größeren Mengen bilden und damit zur Erhöhung ihres osmotischen Wertes beitragen. Die Blätter werden damit selbständige Stofflieferanten für wachsende Teile und sind nicht mehr auf die Zufuhr aus den Kotyledonen angewiesen. Die eigene Assimilation der Primärblätter dürfte aber bereits sehr bald nach deren Entfaltung einsetzen; der osmotische Wert der Primärblätter steigt daher sehr rasch über den der Kotyledonen. Bei Buchenkeimlingen steigt der osmotische Wert der Primärblätter nur wenig über den der Kotyledonen, da diese durch eigene Assimilation offenbar ihren osmotischen Wert ziemlich konstant halten.

Vom Assimilationsbeginn der Primärblätter an scheint die Bedeutung der Kotyledonen für den jungen Keimling wesentlich zurückzugehen, was auch dadurch dokumentiert ist, daß ein junger Keimling von diesem Zeitpunkt an die Entfernung seiner Kotyledonen ohne große Schädigung erträgt.

Während die vorstehenden Versuche an Keimlingen mit den in den beiden vorigen Kapiteln gemachten Beobachtungen völlig übereinstimmen insofern, als bei den untersuchten Pflanzen wachsende Organe stets niedrigeren osmotischen Wert besitzen als ältere, fertig ausgebildete Organe, und somit ein osmotisches Gefälle besteht von Bildungs- oder Speicherorten zu Verbrauchsorten, kamen Curtis und Scofield (1933), die neuerdings ebenfalls Bestimmungen des osmotischen Wertes an Pflanzen zur Nachprüfung der Münchschen Druckstromtheorie ausgeführt haben, und deren Veröffentlichung erschien, als die vorliegende Arbeit experimentell bereits abgeschlossen war, bei Versuchen mit Zwiebeln, Kartoffeln, etiolierten Bohnen-

keimlingen, Kürbiskeimlingen u. a. in jedem Falle zu dem Ergebnis, daß in wachsenden Geweben höhere osmotische Werte herrschen als in Speichergeweben. Dabei geben die Verfasser als osmotischen Wert meist Zahlen an, die sie aus dem sog. Gefrierpunkt der lebenden Gewebe, den sie mit Thermoelementen direkt gemessen haben, berechneten. Walter und Weismann (1935) haben aber neuerdings durch vergleichende Bestimmung der Gefrierpunkte lebender und toter Gewebe und der beim Gefrieren freiwerdenden Wärmemengen exakt nachgewiesen, daß der Gefrierpunkt lebender Gewebe durch direkte Messung nicht genau erfaßt werden kann und nicht mit dem Gefrierpunkt des Zellsaftes identisch ist. Aus ihm läßt sich daher der osmotische Wert des Zellinhalts nicht ermessen. „Selbst relative Schlüsse aus dem Vergleich verschiedener in lebendem Gewebe durchgeführter Gefrierpunktsbestimmungen können", wie Walter und Weismann (1935, S. 304) feststellen, „nur mit äußerster Vorsicht bei völliger Gleichheit der äußeren Gefrierbedingungen und gleicher Gewebestruktur gezogen werden." Bei den vorliegenden Vergleichen ist aber insbesondere die letzte Bedingung völlig gleicher Gewebestruktur nicht gegeben. Die mit der Methode direkter Gefrierpunktbestimmung in lebenden Pflanzenteilen erlangten Ergebnisse von Curtis und Scofield können daher nicht ohne weiteres als richtig angenommen werden.

Zum Teil wurden von den Verfassern zum Vergleich auch plasmolytische und kryoskopische Versuche angestellt. Dabei gehen die Ergebnisse der verschiedenen Methoden sehr weit auseinander. Bei Anwendung der plasmolytischen Methode wurde offenbar von den Verfassern die Volumenveränderung der Zellen bei Plasmolyse unberücksichtigt gelassen. Es wurde also O_g gemessen, woraus aber nicht ohne weiteres ein Schluß auf O_n, der allein für die Münchsche Druckstromtheorie Bedeutung hat, zulässig ist; denn gerade wachsende und ausgewachsene Zellen können bei Plasmolyse sehr verschiedene Volumenveränderungen erfahren.

Somit bleiben nur noch die mit der kryoskopischen Methode ermittelten Werte mit unseren Ergebnissen vergleichbar. Leider führen die Verfasser von diesen Werten nur ein Beispiel an, und zwar die Untersuchung von etiolierten Bohnenkeimlingen, bei denen der osmotische Wert des wachsenden Gewebes durchschnittlich mit 9,03 Atm., der des Speichergewebes mit 7,71 Atm. bestimmt wurde. Die Differenz von 1,32 Atm. ist etwas größer als diejenige in unserem Versuch mit im Dunkeln erzogenen Eichenkeimlingen. Zu ihrer evtl. Deutung sei auf das auf S. 35 Gesagte verwiesen.

Zu gleichem Ergebnis wie Curtis und Scofield war bereits früher Fernald (1925) gekommen. Auf seine Untersuchungen brauchen wir jedoch an dieser Stelle nicht näher einzugehen, da er die Bestimmung der osmotischen Werte mit der kryoskopischen Methode vornahm, ohne die betreffenden Pflanzenteile vor dem Auspressen abzutöten. Inzwischen ist aber von verschiedenen Forschern (Carrick [1924], Walter [1928]) gezeigt worden, daß bei diesem Verfahren der im lebenden Gewebe herrschende osmotische Wert meist nicht richtig bestimmt werden kann.

VI. Gesamtüberblick über die Verteilung des osmotischen Wertes im Baum.

Zum Schluß seien in Tabelle 17 einige Versuche an *Castanea vesca* mitgeteilt, die uns noch einmal einen Gesamtüberblick über die

Verteilung der osmotischen Werte im Baum geben können. Auf die einzelnen Ergebnisse brauchen wir mit einigen Ausnahmen nicht näher einzugehen, da sie völlig mit unseren bisherigen Beobachtungen über Gefälle im Siebröhrensaft, Unterschied von Licht- und Schattenblättern, von Blättern und Früchten, Cupula und Same usw. übereinstimmen, und zum Teil früher bereits aufgeführt wurden. Neu sind bei diesen Versuchen jedoch die Untersuchungen von Holz, Cambium und Rinde an Stamm und Wurzeln, auf die wir im folgenden kurz eingehen wollen.

Zunächst seien die Werte der Blattstiele und Rindenteile jüngerer Johannistriebe von Baum III besonders erwähnt; sie liegen wesentlich unter denen der zugehörigen Lichtblätter. Aus dem Wert der Blattstiele kann natürlich ein Schluß für die Saftstromtheorie nicht gezogen werden, da Symplast und Apoplast nicht getrennt worden sind. Bei den Rindenuntersuchungen werden extrazellulare Bestandteile besonders zu berücksichtigen sein, die die gewonnenen Werte beeinflußt haben mögen.

Eine ähnliche Verteilung der osmotischen Werte wurde bei *Quercus pedunculata* am 25. und 26. Juli 32 gefunden:

	Baum I		Baum II	
	Atm.	%	Atm.	%
Ältere Blätter der Johannistriebe	11,8	72,3	11,1	70,5
Rinde der Johannistriebe	11,2	75,0	10,9	77,1
Im Frühjahr ausgebildete Blätter	15,2	57,7	15,0	60,0
Rinde der im Fühjahr ausgeb. diesj. Triebe	12,0	64,4	11,0	63,8
Rinde der vorjährigen Triebe	11,6	59,8	10,2	57,4

Der Cambialsaft wurde gewonnen, indem nach Loslösen der Rinde vom Stamm der aus den zerrissenen Cambialzellen ausfließende Saft auf Holz- und Rindenseite mit der Hand zusammengescharrt und mit einer Spritzflasche in ein Reagenzglas abgesaugt wurde. Sein osmotischer Wert — Unterschiede zwischen Rinden- und Bastseite liegen innerhalb der Fehlergrenze — lag zur Versuchszeit etwa 4 Atm. unter dem des Siebröhrensaftes und zeigte von oben nach unten im Stamm etwa gleiches Gefälle wie dieser. Das osmotische Gefälle des Cambialsafts kann bei Baum III bis in die Wurzeln hinein verfolgt werden. Wir erinnern uns dabei daran, daß wir bei Preßsaftuntersuchungen von Keimlingen ebenfalls in den Wurzeln stets den niedrigsten osmotischen Wert gefunden haben.

Außer dem mit der Hand am stehenden Stamm zusammengescharrten Cambialsaft wurde verschiedentlich auch Saft untersucht, der aus Cambialbrei mit der Hand ausgepreßt worden war. Der Cambialbrei wurde dabei mit einem Holzstückchen von Rinden- und Holzseite abgeschabt; sein osmotischer Wert lag meist etwas über dem des am

Tabelle 17.

Die Verteilung des osmotischen Wertes in *Castanea vesca*.

	osm. Wert (Atm.)	Wassergehalt %
Baum I: Höhe = 9 m, Brusthöhen ⌀ 30 cm Probenahme 30. 8. 32		
Lichtblätter ohne Rippen	17,6	59,0
Schattenblätter ohne Rippen	11,3	68,6
Siebröhrensaft aus 7 m Höhe	15,5	—
Cambialsaft aus 6,5—7,5 m Höhe	12,0	—
Siebröhrensaft aus 4 m Höhe	14,0	—
Siebröhrensaft aus 1 m Höhe	12,4	—
Cambialsaft aus 0,5—1,5 m Höhe	9,6	—
Älteres Holz aus 0,5—1,5 m Höhe	6,5	53,8
Cambiales Holz aus 0,5—1,5 m Höhe	10,4	74,8
Cambiale Basthaut aus 0,5—1,5 m Höhe	11,1	60,8
2. Basthaut aus 0,5—1,5 m Höhe	11,3	59,8
3. Basthaut aus 0,5—1,5 m Höhe	8,7	52,3
4. äußerste Bastschicht ohne Borke aus 0,5—1,5 m Höhe	8,0	52,9
Baum II: Höhe = 9 m, Brusthöhen ⌀ 28 cm, Probenahme 30. 8. 32		
Lichtblätter ohne Rippen	19,7	55,4
Schattenblätter ohne Rippen	12,3	59,3
Siebröhrensaft aus 7 m Höhe	16,8	—
Cambialsaft aus 6,5—7,5 m Höhe	11,8	—
Cambialbrei aus 6,5—7,5 m Höhe (Holzseite)	13,0	—
Cambialbrei aus 6,5—7,5 m Höhe (Bastseite)	13,0	—
Siebröhrensaft aus 1,5 m Höhe	14,5	—
Cambialsaft aus 1,0—2,0 m Höhe	9,8	—
Baum III: Höhe = 11 m, Brusthöhen ⌀ 26 cm, Probenahme 23. 9. 32		
Lichtblätter ohne Rippen	22,4	54,7
Vergilbende Lichtblätter ohne Rippen	20,0	62,6
Schattenblätter ohne Rippen	10,6	67,3
Blattstiele der Lichtblätter	13,7	66,6
Rinde der diesjährigen Triebe	14,2	55,3
Rinde der vorjährigen Triebe	13,8	54,6
Knospen	11,4	55,2
Unreife Frucht	9,9	72,9
Cupula	11,6	63,7
Siebröhrensaft aus 7 m Höhe	17,1	—
Cambialsaft von Holz- und Rindenseite aus 6,5 bis 7,5 m Höhe	12,9	—
Cambialbrei von der Rindenseite aus 6,5—7,5 m Höhe	13,5	—
Cambialbrei von der Holzseite aus 6,5—7,6 m Höhe	13,3	—
Cambiale Basthaut aus 6,5—7,5 m Höhe	14,0	—
Siebröhrensaft aus 4,5 m Höhe	16,2	—
Cambialsaft von der Holz- und Rindenseite aus 4,5 bis 5,5 m Höhe	12,0	—
Siebröhrensaft aus 1,5 m Höhe	15,8	—
Cambialsaft von der Rindenseite aus 1—2 m Höhe	11,3	—
Cambialsaft von der Holzseite aus 1—2 m Höhe	11,3	—

Tabelle 17 (Fortsetzung).

	osm. Wert (Atm.)	Wassergehalt %
Cambialbrei von der Rindenseite aus 1—2 m Höhe	11,7	—
Cambialbrei von der Holzseite aus 1—2 m Höhe	11,3	—
Älteres Holz aus 1—2 m Höhe	7,5	58,2
Cambiales Holz aus 1—2 m Höhe	11,8	72,1
Cambiale Basthaut aus 1—2 m Höhe	12,2	63,0
2. Basthaut aus 1—2 m Höhe	12,8	62,4
3. Bastschicht aus 1—2 m Höhe	8,6	50,4
4. äußere Bastschicht, ohne Borke, aus 1—2 m Höhe	8,0	54,8
Siebröhrensaft aus 0,5 m Höhe	15,6	—
Cambialsaft von der Holzseite aus 0—1 m Höhe	11,1	—
Cambialsaft von der Rindenseite aus 0—1 m Höhe	11,0	—
Starke Wurzel, $^1/_2$ m vom Stamm		
Cambialsaft Holzseite	11,0	—
Cambiales Holz	11,0	69,2
Wurzelrinde	8,7	59,8
Mittlere Wurzel, 2 m vom Stamm		
Cambialsaft	9,7	—
Cambialbrei von der Holzseite	10,1	—
Schwache Wurzel, 0,5 cm ⌀		
Wurzelholz	6,3	51,8
Wurzelrinde	6,2	51,2

stehenden Stamm direkt zusammengescharrten Cambialsaftes. Das mag zum Teil auf unvermeidliche Fehlerquellen, zum Teil vielleicht aber auch darauf zurückzuführen sein, daß der Cambialsaft nicht nur unveränderten Inhalt zerrissener Cambialzellen, sondern eventl. auch etwas bei der Gewinnung durch leichten mechanischen Druck mit der Hand aus noch unverletzten, lebenden Zellen austretendes Wasser enthalten mag. Der Unterschied zwischen dem osmotischen Wert des Cambialbreies von Rinden- und Holzseite zeigt, daß andererseits im Cambialbrei neben den Zellen des Cambiums auch Zellen angrenzender Gewebe mit erfaßt wurden.

Bei Baum I und II wurden schließlich auch verschiedene Holz- und Bastschichten von Stamm und Wurzeln untersucht. Dabei wurde unabhängig von der neuerdings von Priestley und seinen Mitarbeitern (1933) gemachten Erfahrung die Beobachtung gemacht, daß sich cambiales Holz, in dem sich das Plasma aus den später leblosen Elementen noch nicht zurückgezogen hatte, in langen, papierdünnen Häuten leicht vom Stamm abziehen ließ. Die untersuchten Gewebe wurden im Gegensatz zu dem Cambialbrei vor dem Auspressen stets erst abgetötet. Der Unterschied im osmotischen Wert von vorher abgetöteten und nicht

abgetöteten cambialen Basthäuten war jedoch sehr gering; er betrug nur 0,2 Atm.

Der osmotische Wert der cambialen Holz- und Bastschichten ist, wie zu erwarten war, nicht wesentlich von dem des Cambialbreies unterschieden. Den höchsten osmotischen Wert aller untersuchten Schichten in ein und derselben Höhe eines Baumes weist jeweils die zweitinnerste Basthaut auf. Der osmotische Wert des Siebröhrensafts liegt jedoch zum Teil noch erheblich höher. Dies dürfte darauf zurückzuführen sein, daß bei der Untersuchung der Bastschichten neben den Siebröhren natürlich auch andere Zellelemente, vor allem auch extrazellulare Bestandteile mit erfaßt wurden. Von der zweitinnersten Bastschicht aus besteht im allgemeinen ein osmotisches Gefälle sowohl nach dem inneren Holz als nach den äußeren Bastschichten zu. Die Tatsache, daß nicht bei der innersten Basthaut der höchste osmotische Wert bestimmt wurde, scheint mir die Vermutung nahezulegen, daß der Siebröhrensaft nicht in den allerjüngsten cambialen, sondern in den etwas älteren Siebröhren befördert wird, eine Vermutung, die neuerdings auch von Crafts (1934, zitiert bei Huber, 1935) auf Grund seiner anatomischen Untersuchungen von Siebröhren ausgesprochen worden ist.

Zu den Ergebnissen von Tabelle 17 sei noch bemerkt, daß bereits Hartig (1861) eine Untersuchung von Holz-, Cambial- und Siebröhrensäften an Eichen und anderen Holzarten vornahm, hauptsächlich allerdings in bezug auf ihre chemische Zusammensetzung. Der Cambialsaft wurde von ihm durch Abschaben neugebildeter Holzfaserlagen mit einer Glasscherbe, der Holzsaft durch Einpressen von Wasser in den Holzteil gewonnen. Bei vergleichenden Versuchen fand er u. a. durch Abdampfen in Holzsaft 0,08 %, in Cambialsaft 5,75 % (bei *Populus* 5,5 %) und in Siebröhrensaft 27 % eines syrupähnlichen Rückstandes. Bei Holzsaft verglich er auch den Saft aus Gipfel und Wurzel der Bäume und fand dabei durch Abdampfen im Gipfel fast stets eine höhere Konzentration als in der Wurzel. Neuere Angaben über die Chemie des Siebröhrensaftes finden sich bei Münch (1930, S. 131—133) sowie bei Wislicenus und Hempel (1933).

Vergleichende kryoskopische Untersuchungen an Blättern, Rinde und Holz aus verschiedenen Höhen der Bäume haben vor allem Dixon und seine Mitarbeiter (1915, 1916, 1922, 1924) besonders im Hinblick auf den aufsteigenden Saftstrom ausgeführt. Bei vorher abgetöteten Geweben — in den ersten Versuchen preßten die Verfasser lebende Gewebe aus — fanden sie stets einen Anstieg der osmotischen Werte von Wurzelrinde über die Rinde des Stammes zu den Blättern. Holzsaft, den sie durch Zentrifugieren gewannen, hatte einen wesentlich niedrigeren osmotischen Wert als Preßsaft; bei ihm war der osmotische Wert je nach Jahreszeit und Holzart in Wurzel und Stamm verschieden.

Vergleichende Untersuchungen zwischen Wurzeln und Blättern wurden von Hannig (1911) und Faber (1913) mit der plasmolytischen Methode ausgeführt

— Hannig verwendete dabei als Plasmolytikum das unsichere KNO_3. — Diese Forscher fanden in Wurzeln im allgemeinen ebenfalls niedrigere osmotische Werte als in Blättern. Zu gleichem Ergebnis kam auch Iljin (1929) an Steppenpflanzen, der als Plasmolytikum Saccharose verwendete, auf kryoskopischem Wege Corstian (1924) an 4jährig verschulten Nadelholzpflanzen und Walter (1931) an *Helianthus annuus* und anderen Pflanzen. Walter stellte jedoch bei Pflanzen, deren Wurzeln sehr viel Reservestoffe enthalten, wie z. B. *Coralliorhiza*, *Allium* oder nichtblühende *Frasera*-Arten, als Ausnahme in den Wurzeln einen höheren osmotischen Wert fest als in den Blättern.

V. Besprechung der Ergebnisse im Hinblick auf die Münchsche Druckstromtheorie.

Im folgenden wollen wir noch einmal zusammenfassend die gewonnenen Versuchsergebnisse im Hinblick auf die Münchsche Druckstromtheorie betrachten. Diese Theorie setzt einen mechanischen Druckabfall in der Pflanze von den Orten der Erzeugung zu den Orten des Verbrauchs voraus, das heißt, wie Münch (1930) und Frey-Wyßling (1932) gezeigt haben, eine Differenz im osmotischen Wert der betreffenden Gewebe.

In völliger Übereinstimmung mit der Münchschen Theorie stehen unsere Befunde bei den zahlreichen Vergleichen von wachsenden Johannistriebblättern und im Frühjahr ausgebildeten, ausgewachsenen Blättern ein und desselben Baumes; hier wurde stets ein osmotisches Gefälle vom stofferzeugenden, ausgewachsenen zum stoffverbrauchenden, wachsenden Organ beobachtet.

Das gleiche Ergebnis konnte auch bei dem Vergleich wachsender und ausgewachsener Teile ein und desselben Höhentriebes von *Larix europaea* und *Pseudotsuga Douglasii* festgestellt werden. Auch die zahlreich durchgeführten Vergleiche von Blättern und wachsenden Früchten ein und desselben Baumes führten zu einem entsprechenden Ergebnis.

In all diesen Fällen war ein osmotisches Gefälle vom stofferzeugenden zum stoffverbrauchenden, wachsenden Gewebe festzustellen, so wie es die Münchsche Druckstromtheorie voraussetzt. Daß das beobachtete osmotische Gefälle tatsächlich nur vom stofferzeugenden zum wachsenden Gewebe vorhanden war, und nicht etwa ein Gefälle zwischen Frühjahrsblättern und Johannistriebblättern, Basis und Spitze von *Larix*- und *Pseudotsuga*-Trieben, oder zwischen Blättern und Früchten eines Baumes immer besteht, geht aus den Vergleichsversuchen hervor, die jeweils am selben Material nach Vollendung des Wachstums vorgenommen wurden. Der osmotische Wert der ausgewachsenen Organe war während des Wachstums stets

wesentlich gestiegen. Er lag meist sogar über dem derjenigen Organe, die vorher die Nährstoffe geliefert hatten; auch nach der Münchschen Theorie kann in diesem Falle kein osmotisches Gefälle in dem Sinne, wie es während des Wachstums vorhanden gewesen ist, mehr auftreten.

In völliger Übereinstimmung mit der Münchschen Theorie stehen weiterhin die Versuche mit jungen Keimlingen von *Fagus silv.*, *Quercus sess.* und *Quercus rubra.* Es zeigte sich stets, daß im Sinne der Druckstromtheorie ein osmotisches Gefälle von den reservestoffspeichernden Kotyledonen zu den wachsenden Wurzeln, Sprossen und Primärblättchen besteht, solange die letzteren nicht durch eigene Assimilation zur Erhöhung ihres osmotischen Wertes beitragen. (Auf eine einzige Ausnahme werde ich unten nochmals zu sprechen kommen.) Bezüglich der gegenteiligen Angaben von Curtis und Scofield sei auf das oben Gesagte (S. 35f.) verwiesen.

Schließlich dürfte eine wesentliche Stütze der Münchschen Theorie noch darin zu sehen sein, daß bei den Siebröhrensaftversuchen stets ein osmotisches Gefälle im Stamm von oben nach unten festgestellt wurde; mit zunehmender Entfernung von den stofferzeugenden Blattorganen tritt eine fortschreitende Verarmung des Siebröhrensaftes durch Stoffverbrauch bei Wachstum oder Speicherung ein. Dabei ist das osmotische Gefälle nicht nur von oben nach unten, sondern wie die Beispiele von *Castanea vesca* zeigen, auch von den Siebröhren ausgehend nach innen und außen festzustellen. Bei all diesen Untersuchungen konnte also ein osmotisches Gefälle im Sinne der Münchschen Theorie beobachtet werden.

Bei flüchtiger Betrachtung scheinen nicht ohne weiteres die Ergebnisse der vergleichenden Versuche mit Siebröhrensaft und Preßsaft der Blätter die Münchsche Theorie zu bestätigen, insofern, als in den Blättern zunächst häufig niedrigere osmotische Werte als im Siebröhrensaft festgestellt wurden; eine Beobachtung, die zu der von Phillis und Mason (1933) paßt, wonach der Zuckergehalt der Blattrippen höher ist als der der Blattspreiten. Wie wir aus vergleichenden plasmolytischen Versuchen jedoch gesehen haben, kann der kryoskopisch ermittelte Blattdurchschnittswert nicht ohne weiteres mit dem osmotischen Wert der assimilierenden Gewebe gleichgesetzt werden; nur das assimilierende Gewebe ist aber als stofferzeugendes Gewebe mit dem Siebröhrensaft vergleichbar. Berücksichtigt man daher die Unterschiede im osmotischen Wert des Blattdurchschnitts und des assimilierenden Gewebes, so ist auch aus diesen Versuchen bei fast allen untersuchten Holzarten ein deutliches osmotisches Gefälle vom stofferzeugenden zum

stoffverbrauchenden Gewebe, also ein osmotisches Gefälle im Sinne der Münchschen Druckstromtheorie festzustellen.

Wenn bei hohem osmotischen Wert des Siebröhrensaftes vergilbte oder abgestorbene Blätter nur relativ niedrigere osmotische Werte zeigten, so daß anzunehmen ist, daß auch der osmotische Wert ihres assimilierenden Gewebes den des Siebröhrensaftes nicht erreichte, so dürfte dies nichts gegen die Münchsche Theorie besagen, da sich die Blätter bereits durch eine Trennungsschicht vom übrigen Saftkreislauf des Baumes losgelöst hatten, und durch Atmung oder durch Auswaschung ihr osmotischer Wert stark gesunken sein mag.

Ungeklärt sind von diesen Versuchsserien nur die Verhältnisse bei *Robinia pseudacacia*. Bei dieser Holzart wurde zu jeder Zeit der osmotische Wert des Siebröhrensaftes sehr hoch bestimmt, während die kryoskopisch bestimmten Blattmittelwerte meist erheblich niedriger lagen. Ob in diesem Falle der O_n-Wert des assimilierenden Gewebes weiter von dem kryoskopisch bestimmten Durchschnitt des ganzen Blattes abweicht als bei anderen Holzarten oder sonstige Momente in Betracht zu ziehen sein werden, konnte nicht entschieden werden.

Noch ein weiterer Versuch scheint zunächst gegen die Münchsche Druckstromtheorie zu sprechen, das ist der Verdunkelungsversuch mit Keimlingen von *Quercus sess.*, bei dem der osmotische Wert der Primärblätter um ½ Atm. höher bestimmt wurde als der der Kotyledonen. Auch in diesem Falle ist leicht vorstellbar, daß eine Trennung der stoffspeichernden Kotyledonen vom übrigen Saftkreislauf des Pflänzchens bereits erfolgt war, so daß in diesem einen Versuch ein Beweis gegen die Münchsche Druckstromtheorie nicht gesehen werden kann.

VI. Zusammenfassung der Ergebnisse.

Zur Untersuchung der Verteilung der osmotischen Werte in der Pflanze wurde in der vorliegenden Arbeit fast ausschließlich die kryoskopische Methode angewendet; es wurde Siebröhrensaft, der mit der von Münch angegebenen Methode aus Rindeneinschnitten gewonnen wurde, und Preßsaft verschiedenster Gewebeteile untersucht.

Zur Versuchszeit (August bis November) war der osmotische Wert des Siebröhrensaftes aus größeren Höhen der Stämme ausnahmslos höher als der im unteren Teil der Stämme. Das osmotische Gefälle von oben nach unten im Stamm schwankte bei den verschiedenen Holzarten zwischen 0,11 und 1,04 Atm./m.

In ein und derselben Höhe wurden auf verschiedenen Seiten eines Baumes verschiedene osmotische Werte im Siebröhrensaft be-

obachtet. Die Unterschiede sind nicht sehr groß; sie betrugen 0,1 bis 0,2 Atm.

Aus Untersuchungen an *Quercus rubra* ergibt sich, daß der osmotische Wert des in Brusthöhe entnommenen Siebröhrensaftes von der Höhe der betreffenden Bäume abhängig ist, und zwar sinkt der osmotische Wert des Siebröhrensaftes aus Brusthöhe bei dieser Holzart um 0,24—0,33 Atm., wenn die Höhe der betreffenden Bäume um 1 m zunimmt. Aus der Tatsache, daß das Absinken des osmotischen Wertes in Brusthöhe mit zunehmender Höhe der Bäume von der gleichen Größenordnung ist, wie das osmotische Gefälle innerhalb der betreffenden Bäume, ergibt sich, daß ungeachtet sehr starker individueller Schwankungen der Siebröhrensaft in den Baumkronen von *Quercus rubra* zu gleicher Zeit annähernd gleichen osmotischen Wert besitzt.

Fortlaufende vergleichende Untersuchungen an *Quercus rubra* in der Zeit von Anfang September bis Anfang November zeigten, daß der osmotische Wert des Siebröhrensaftes aus Brusthöhe mit fortschreitender Jahreszeit ansteigt. Ein ausschlaggebender Einfluß klimatischer Faktoren auf den osmotischen Wert des Siebröhrensaftes war bei dem Versuchsmaterial nicht festzustellen.

Bei dem Vergleich der osmotischen Werte von Siebröhrensaft und Preßsaft der Blätter stellte sich zunächst heraus, daß die osmotischen Werte der Schattenblätter fast stets, die der Lichtblätter häufig unter den osmotischen Werten der Siebröhrensäfte lagen. Unter Berücksichtigung vergleichender plasmolytischer Untersuchungen, bei denen festgestellt wurde, daß der osmotische Wert des assimilierenden Gewebes oft wesentlich über dem kryoskopisch bestimmten Durchschnittswert ganzer Blätter liegt, ergab sich jedoch fast ausnahmslos ein osmotisches Gefälle vom Blattparenchym zum Siebröhrensaft im Sinne der Münchschen Druckstromtheorie.

Ende Juli/Anfang August lag der osmotische Wert wachsender Johannistriebblätter bei den 15 von mir untersuchten Holzarten wesentlich unter dem osmotischen Wert im Frühjahr ausgebildeter, ausgewachsener Blätter; nach Vollendung des Wachstums war ein solches osmotisches Gefälle nicht mehr festzustellen.

Die gleiche Beobachtung wurde gemacht bei wachsenden und ausgewachsenen Teilen der letzten Höhentriebe von *Larix europ.* und *Pseudotsuga Dougl.*

Bei dem Vergleich von Früchten und Blättern ein und desselben Baumes wurde stets ein osmotisches Gefälle von Blattgewebe zu Fruchtgewebe festgestellt, solange das letztere noch im Wachstum begriffen war.

Untersuchungen an Keimlingen zeigten, daß bei diesen ein osmotisches Gefälle von den Kotyledonen zu den wachsenden Wurzeln und Primärblättchen besteht, solange, bis die Primärblätter durch eigene Assimilation selbst Bildungsstoffe erzeugen.

Zum Schluß wurde ein Überblick über die Verteilung der osmotischen Werte in Wurzel, Stamm, Blättern und Früchten von *Castanea vesca* gegeben. Es zeigte sich auch hier stets ein osmotisches Gefälle vom stofferzeugenden zum stoffverbrauchenden Gewebe. Bei horizontalem Vergleich ergab von allen Geweben die zweitinnerste Bastschicht den höchsten osmotischen Wert, so daß die Vermutung nahe liegt, daß hier der Transport des Siebröhrensaftes erfolgen mag.

Als Gesamtergebnis der vorliegenden Arbeit kann bezeichnet werden, daß sich im Laufe der zahlreichen Untersuchungen über die Verteilung des osmotischen Wertes, abgesehen von zwei noch ungeklärten Einzelfällen, keine Tatsachen ergeben haben, die gegen die Münchsche Druckstromtheorie sprechen; vielmehr lassen sich alle Ergebnisse mit ihr in Einklang bringen. Dasselbe ergab eine kritische Sichtung des einschlägigen Schrifttums (Curtis und Scofield, Phillis und Mason, vgl. S. 23 f. u. 35 f.).

Die Untersuchungen wurden im Botanischen Institut der Forstlichen Hochschule Tharandt, Abtlg. der Technischen Hochschule Dresden, ausgeführt. Meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. E. Münch möchte ich für die Stellung des Themas, sowie für seine wertvollen Ratschläge bei der Ausführung der Untersuchungen meinen herzlichsten Dank aussprechen. Zu großem Danke bin ich ferner Herrn Prof. Dr. B. Huber verpflichtet, der mich in freundlichster Weise bei der Ausarbeitung und Verwertung des gesammelten Materials beriet. Schließlich möchte ich auch an dieser Stelle der Notgemeinschaft der Deutschen Wissenschaft meinen Dank aussprechen, die diese Arbeit dadurch wesentlich förderte, daß sie zur Preßsaftgewinnung eine hydrauliche Presse und zum Aufbewahren der Siebröhren- und Preßsäfte einen elektrischen Kühlschrank zur Verfügung stellte.

Literaturverzeichnis.

Blagowestschensky, A. W., Untersuchungen über die osmotischen Werte bei Pflanzen Mittelasiens. Jahrb. f. wiss. Bot. **69,** 191 (1928). — Blum, G., Osmotische Untersuchungen in Java, I. Ber. schweiz. bot. Ges. **42,** 550 (1933). — Braun-Blanquet, J., und Walter, H., Zur Ökologie der Mediterranpflanzen. Jahrb. f. wiss. Bot. **74,** 697 (1931). — Buhmann, A., Kritische Untersuchungen über vergleichende plasmolytische und kryoskopische Bestimmungen des osmotischen Wertes bei Pflanzen. Protoplasma **23,** 579 (1935). — Carrick, D. B., Some effects of freezing on mature fruits of the apple. Cornell Univ. Agr. Exp. Sta. Mem. **81,** 1 (1924). — Chien-Ren-Chu, Der Einfluß des Wassergehaltes der Blätter der Waldbäume auf ihre Lebensfähigkeit, ihre Saugkraft und ihren Turgor. Flora **130,**

385 (1936). — Copeland, E. B., Über den Einfluß von Licht und Temperatur auf den Turgor. Diss. Halle 1896. — Corstian, F., Density of cell sap in relation to environmental conditions in the Wasatch Mountains of Utah. Journ. of Agric. research **28,** 845 (1924). — Crafts, A. S., Phloem anatomy in two species of Nicotiana with notes on the interspecific graft union. Bot. Gaz. **95,** 592 (1934). — Curtis, O. F., The translocation of solutes in plants. New York and London 1935. — Ders. and Scofield, H. Th., A comparison of osmotic concentrations of supplying and receiving tissues and its bearing on the Münch hypothesis of the translocation mechanism. Amer. Jour. Bot. **20,** 502 (1933). — De Vries, H., Eine Methode zur Analyse der Turgorkraft. Jahrb. f. wiss. Bot. **14,** 427 (1884). — Dixon, H. H., The translocationstream. London 1924. — Ders. and Atkins, W. R. G., Osmotic pressure in plants IV, V. Roy. Dublin Soc. Sci. Proc. **14,** 374 445 (1915). — Dies., Osmotic pressure in plants VI. Ibid. **15,** 51 (1916). — Ders. and Ball, N. G., On the channels of transport from the storage organs of the seedlings of Lodoicea, Phoenix and Vicia. Ibid. **17,** 185 (1923). — Ders. and Gibbon, M. W., Bast-sap in plants. Nature **130,** 661 (1932). — Faber, F. C., Über Transpiration und osmotischen Druck bei den Mangroven. Ber. d. D. Bot. Ges. **31,** 277 (1913). — Fernald, E., The inhibition of beed-development as correlated with the osmotic concentration of sap. Americ. Journ. Bot. **12,** 287 (1925). — Franke, G., Untersuchungen über die Verteilung des osmotischen Wertes in der Baumkrone. Diplomarbeit an der Forstl. Hochschule Tharandt, unveröffentlicht (1936). — Frey-Wyßling, A., Der Milchsafterguß von Hevea brasiliensis als Blutungserscheinung. Jahrb. f. wiss. Bot. **77,** 560 (1932). — Ders., Dynamik des Saftergusses aus turgeszenten Kapillaren. Ber. d. Schweiz. Bot. Ges. **42,** 254 (1933). — Gail, F. W., Osmotic pressure of cell sap and its possible relation to winter killing and leaf fall. Bot. Gaz. **81,** 434 (1926). — Hannig, E., Untersuchungen über die Verteilung des osmotischen Druckes in der Pflanze in Hinsicht auf die Wasserleitung. Ber. d. D. Bot. Ges. **30,** 194 (1911). — Hartig, Th., Beitrag zur physiologischen Forstbotanik. Allg. F. und J. Ztg. **36,** 257 (1860). — Ders., Über die Bewegung des Saftes in den Holzpflanzen. Bot. Ztg. **19,** 17 (1861). — Huber, Br., Wasserumsatz und Stoffbewegungen. Fortschr. d. Bot. **2,** 145 (1933). — Ders., Dasselbe. Ebenda **4,** 176 (1935). — Ders., Dasselbe. Ebenda **5,** 172 (1936). — Iljin, W. S., Standortsfeuchtigkeit und der Zuckergehalt in den Pflanzen. Flora **7,** 59 (1929). — Ders., Der Einfluß der Standortsfeuchtigkeit auf den osmotischen Wert bei Pflanzen. Planta **7,** 45 (1929). — Ders., Zusammensetzung der Salze in der Pflanze auf verschiedenen Standorten. Kalkpflanzen. Beih. z. Bot. Zentralbl. I., **50,** 95 (1933). — Lambrecht, E., Beitrag zur Kenntnis der osmotischen Zustandsgrößen einiger Pflanzen. Cohns Beitr. zur Biol. d. Pfl. **17/18,** 87 (1929). — Münch, E., Die Stoffbewegungen in der Pflanze. Jena 1930. — Oppenheimer, E., Kritische Betrachtungen zu den Saugkraftmessungen von Ursprung und Blum. Ber. d. D. Bot. Ges. **48,** 130 (1930). — Ders., Über Zuverlässigkeit und Anwendungsgrenzen der üblichsten Methoden zur Bestimmung der osmotischen Konzentration pflanzlicher Zellsäfte. Planta **16,** 467 (1932). — Ders., Untersuchungen zur Kritik der Saugkraftmessungen. Planta **18,** 525 (1932). — Overbeck, F., Mit welchen Druckkräften arbeitet der Schleudermechanismus der Spritzgurke? Planta **10,** 138 (1930). — Pfeiffer, M., Der osmotische Wert im Baum. Planta **19,** 272 (1933). — Phillis, E., and Mason, T. G., Studies on the transport of carbohydrates in the cotton plant. Annals of Bot. **47,** 585 (1933). — Pringsheim, E., Wasserbewegung

und Turgorregulation in welkenden Pflanzen. Jahrb. f. wiss. Bot. **43,** 89 (1906). — Priestley, J. H., Scott, J. L., and Malins, M. E., A new method of studying cambial activity. Proc. Leeds Phil. Soc. **2,** 365 (1933). — Dies., Vessel development in the Angiosperm. Ebenda **3,** 42 (1935). — Steiner, M., Zum Chemismus der osmotischen Jahresschwankungen einiger immergrüner Holzgewächse. Jahrb. f. wiss. Bot. **78,** 564 (1933). — Ders., Zur Ökologie der Salzmarschen der nordöstlichen Vereinigten Staaten von Nordamerika. (Die osmotischen Verhältnisse des Bodens als Standortsfaktor. Die Ökologie der osmotischen Werte und der Zellsaftchemie bei Halophyten.) Jahrb. f. wiss. Bot. **81,** 94 (1935). — Thren, R., Jahreszeitliche Schwankungen des osmotischen Wertes verschiedener ökologischer Typen in der Umgebung von Heidelberg. Mit einem Beitrag zur Methode der Preßsaftuntersuchungen. Zeitschr. f. Bot. **26,** 449 (1934). — Tröndle, A., Permeabilitätsänderungen und osmotischer Druck in den assimilierenden Zellen des Laubblattes. Ber. d. D. Bot. Ges. **27,** 71 (1909). — Ursprung, A., und Blum, G., Über die Verteilung des osmotischen Wertes in der Pflanze. Ber. d. D. Bot. Ges. **34,** 88 (1916). — Dies., Über die periodischen Schwankungen des osmotischen Wertes. Ebenda **34,** 105 (1916). — Dies., Über den Einfluß der Außenbedingungen auf den osmotischen Wert. Ebenda **34,** 123 (1916). — Walter, H., Der Wasserhaushalt der Pflanze in quantitativer Betrachtung. Naturwiss. u. Landw. Heft 6 (1925). — Ders., Über die Preßsaftgewinnung für kryoskopische Untersuchungen. Ber. d. D. Bot. Ges. **46,** 539 (1928). — Ders., Neue Gesichtspunkte zur Beurteilung der Wasserökologie der Pflanzen. Ebenda **47,** 243 (1929). — Ders., Die Hydratur der Pflanze und ihre physiologisch-ökologische Bedeutung. Jena 1931. — Ders., Die kryoskopische Bestimmung des osmotischen Wertes bei Pflanzen. Abderhaldens Handbuch d. biol. Arbeitsmethoden, Abt. XI, Teil 4, Heft 2 (1931). — Ders., Bericht über eine Forschungsreise in das frühere Deutschost- und Südwestafrika. Der Biologe **4,** 187 (1935). — Ders. und Steiner, M., Die Ökologie der ostafrikanischen Mangrove. Zeitschr. f. Bot. **30,** 65 (1936). — Ders. und Weismann, O., Über die Gefrierpunkte und osmotischen Werte lebender und toter pflanzlicher Gewebe. Jahrb. f. wiss. Bot. **82,** 273 (1935). — Weaver, J. E., and Mogensen, A., Relative transpiration of coniferous and broadleaved trees in autumn and winter. Bot. Gaz. **68,** 393 (1919). — Wislicenus, H., und Hempel, H., Zur Kenntnis des stofflichen Aufbaues der Holzsubstanz aus den holzbildenden Säften der Baumpflanze. Zellulosechemie 149 (1933).

Zur vergleichenden Embryologie der *Liliaceae-Scilloideae.*

Von **Rosalie Wunderlich** (Wien).

(Aus dem Botanischen Institut der Universität Wien.)

Mit 11 Abbildungen im Text.

A. Material und Methode.

Das Material von *Muscari racemosum* stammt von einer Wiese in Wien. *Muscari comosum* wurde teils im Botanischen Garten der Universität Wien, teils in der Umgebung Wiens gesammelt. Das Material der übrigen Pflanzen, die für diese Arbeit zur Untersuchung kamen, stammt gleichfalls aus dem Botanischen Garten.

Um die jüngsten Stadien von *M. racemosum* zu erhalten, grub ich Anfang Dezember 1934 Zwiebeln aus. Zu dieser Zeit waren die Embryosack- und Pollenmutterzellen, mitunter sogar fertige Pollentetraden ausgebildet. Dahlgren (1915) beobachtete bei *M. botryoides* und *M. commutatum* sogar schon am 15. Nov. einkernige Pollenkörner und bei der ersten Art einen zweikernigen Embryosack, bei der letzteren Embryosackmutterzellen. Um meine Arbeit zu beschleunigen, grub ich Mitte Dezember eine größere Anzahl von Zwiebeln aus, die im Gewächshaus des Botanischen Institutes weiterkultiviert wurden. Das Treiben geht bei *M. racemosum* recht langsam vor sich; es begann erst Anfang März zu blühen. Doch ist vielleicht diese langsame Entwicklung günstig gewesen, um die wichtigsten Stadien der Embryosack- und Pollenentwicklung zu erhalten.

Das Material wurde mit Karpetschenko fixiert und mit Hämatoxylin nach Heidenhain gefärbt. Um die Entwicklungsstadien des Pollens feststellen zu können, wurde die bekannte Schnellmethode mit Karminessigsäure angewendet.

B. Der Pollen von *Muscari racemosum.*

1. Die normale Entwicklung des Pollens.

Die Entwicklung des Pollens von *M. racemosum* konnte ich von der Pollenmutterzelle an verfolgen. Die Antherenwand (Fig. 1, *9*) besteht zu dieser Zeit aus vier Schichten. Die Zellen des Antherentapetums zeichnen sich durch ihren Plasmareichtum aus. Sie sind in diesem jungen Stadium ein- bis zweikernig. — Pollendyaden (Fig. 1, *1*) sind verhältnismäßig selten. Sie besitzen eine deutliche Zwischenwand, ein Beweis für die sukzedane Teilung der Pollenmutterzellen, die bei den *Liliaceae* vorherrscht. Auch der zweite Reifeteilungsschritt ist mit

Zellteilung verbunden, wodurch die Pollentetrade (Fig. 1, *2*) entsteht. Während der Meiosis war das Wachstum unterbrochen. Die ganze Tetrade ist fast ebenso groß wie die Pollenmutterzelle. — Das Antherentapetum scheint den Höhepunkt seiner Funktion erreicht zu haben. Die außerordentlich mächtigen Tapetumzellen besitzen nur einen sehr großen Kern (Fig. 1, *10*), der durch die Verschmelzung zweier Kerne entstanden ist.

Die jungen einkernigen Pollenkörner wachsen ganz beträchtlich, bevor ihre Kerne zur ersten Teilung schreiten (Fig. 1, *3*). Dieses Wachstum ist mit Vakuolenbildung verbunden. Die Äquatorialplatte liegt in

Fig. 1. Pollenentwicklung von *Muscari racemosum*. *1* Pollendyade. *2* Pollentetrade. *3* Äquatorialplatte der ersten Teilung im Pollenkorn. *4* Anaphase der ersten Teilung im Pollenkorn. *5* Pollenkorn mit uhrglasförmiger generativer Zelle. *6*, *7* Der generative Kern in aufeinanderfolgenden Entwicklungsstufen. *8* Reifes Pollenkorn. *9* Junge Antherenwand im Querschnitt, zweikernige Tapetumzellen. *10* Ältere Tapetumzellen mit verschmolzenen Kernen. Vergr. *1*—*8* ca. 800fach; *9*, *10* ca. 420fach.

der Mitte, zu beiden Seiten von einer großen Vakuole begrenzt. In der Seitenansicht zeigt es sich, daß die Teilung in der Nähe der Bauchwand vor sich geht, wieder sieht man zu beiden Seiten die Vakuolen. Viele Äquatorialplatten waren zum Zählen der Chromosomen überaus günstig. So ließ sich für *M. racemosum* $n = 27$ feststellen.

Delaunay (nach Tischler 1931) gibt $n = \frac{45}{2}$ Chromosomen an. Die Zahl $n = 27$ ist aber deshalb besonders interessant, weil 10 *Muscari*-Arten (*M. Argaei*, *armeniacum*, *caucasicum*, *comosum*, *latifolium*, *longipes*, *monstrosum*, *moschatum*, *polyanthum*, *tenuiflorum*) haploid 9 Chromosomen besitzen. *M. latifolium* var. *gigas*, *M. botryoides*, *M. conicum*, *M. pallens* haben ihre Zahl auf $n = 18$ erhöht. *M. racemosum* setzt diese Neuner-Reihe mit $n = 27$ fort (vgl. Wunderlich 1936). Wahrscheinlich gehören auch *M. commutatum* und *M. neglectum* mit $n = \frac{45}{2}$

hierher. — Polyploidie ist auch bei anderen *Liliaceae*-Gattungen bekannt: *Anthericum* (n = 16, n = 32 nach Tischler 1936), *Apicra*, *Haworthia* und *Gasteria* (n = 7, n = 14 nach Tischler 1931) *Allium* (n = 7, 8, 9, n = 14, 16 nach Tischler 1931, 1936), *Tulipa* (n = 12, n = 24 nach Tischler 1931, 1936), *Hyacinthus* (n = 4, n = 8, n = 16 Tischler 1922, 1931, 1936), *Veltheimia* (n = 10 nach Tischler 1922, n = 20 nach Taylor 1925), *Trillium* (n = 5, n = 10 nach Haga 1934), Paris (n = 5, n = 20 nach Haga 1934).

Bei *Muscari* ist es sehr auffallend, daß das große *M. comosum* nur neun Chromosomen, das kleine *M. racemosum* die dreifache Chromosomenzahl besitzt.

In späten Anaphasen wird in der Mitte der Spindelfasern die Zellplatte angelegt (Fig. 1, *4*). Das Pollenkorn wird in die kleine uhrglasförmige generative und die große vegetative Zelle geteilt (Fig. 1, *5*). Die Vakuolen sind verschwunden und auch in späteren Stadien nicht mehr sichtbar. Die beiden Kerne weisen schon sehr bald Unterschiede auf. Während noch die generative Zelle wie ein Uhrglas der Intine anhaftet, zeigt sich bereits, daß der vegetative Kern größer und sein Chromatin weniger stark gefärbt ist. Diese unterscheidenden Merkmale treten später noch stärker hervor, so daß ein Erkennen der beiden Kerne keine Schwierigkeit bereitet, wenn auch die Wand der generativen Zelle nicht mehr sichtbar ist. Das Chromatin des generativen Kernes ist charakterisiert durch prophasenähnliches Aussehen (Fig. 1, *6*). Der anfangs kugelige generative Kern streckt sich bei der weiteren Entwicklung etwas in die Länge (Fig. 1, *7*). Es ist bemerkenswert, daß zu dieser Zeit auch die generative Zelle sehr gut sichtbar ist. Sie ist schmal spindelförmig, ihre lang ausgezogenen Enden scheinen an der Intine befestigt. Die vegetative Zelle ist voll von Stärkekörnern. Die Entwicklung des Pollens ist damit noch nicht abgeschlossen. Die Stärkekörner verschwinden wieder, die Wand der generativen Zelle entzieht sich der weiteren Beobachtung. Der generative Kern wird durch weitere Streckung lang und dünn. Das reife Pollenkorn enthält den lang gestreckten generativen Kern, dessen Chromatin schraubig aufgerollt zu sein scheint, und den schlecht färbbaren, chromatinarmen vegetativen Kern (Fig. 1, *8*). Ein heller Hof — wahrscheinlich generatives Plasma — umsäumt häufig den generativen Kern.

2. Störungen bei der Entwicklung des Pollens.

Oft weicht die Entwicklung des Pollens von der normalen ab oder sie hört in einem gewissen Stadium ganz auf. So war z. B. in einem Fach einer Anthere normaler zweikerniger Pollen; das andere Fach war mit einem Gewebe erfüllt, dessen Kerne degeneriert waren. Einige dieser Kerne waren geteilt. Sie sind von wenig Plasma umgeben, das nicht hinreicht, die Zelle auszufüllen, das aber in der Mitte

geteilt ist. Diese Bilder können keinen Zweifel zulassen, daß wir es im ersten Fall mit degenerierten Pollenmutterzellen, im zweiten Fall mit degenerierten Pollendyaden zu tun haben. — In andern Präparaten waren degenerierte Pollentetraden zu sehen. Die jungen Pollenkörner stellen zu verschiedener Zeit ihre Entwicklung ein. Neben diesen kleinen, von der Weiterentwicklung ausgeschalteten Pollenkörnern fanden sich auch sehr große, die weitaus größer waren als die normalen zweikernigen Pollenkörner der übrigen Antherenfächer. Diesen Riesenpollenkörnern begegnen wir häufig. Sie sind durchaus nicht immer mit „kleinen" Pollenkörnern zusammen zu finden, sondern auch oft mit anscheinend normalen.

Wir sehen also, daß alle Stadien, von der Pollenmutterzelle bis zum einkernigen Pollen, von der Weiterentwicklung ausgeschlossen werden können. Anderseits können aber Pollenkörner desselben Faches eine auffallende Förderung erfahren.

Diese Störungen hängen möglichenfalls mit Unregelmäßigkeiten in der Ernährung oder Reduktionsteilung zusammen. Vielleicht sind es auch Übergangserscheinungen zu den Blüten des Schauapparates von *Muscari*. Die Antheren dieser Blüten sind mit leeren Pollenkörnern erfüllt, von ihrem Inhalt ist nicht einmal ein Degenerat zu sehen. In den Antheren der obersten Blüten findet sich eine undefinierbare Masse, wahrscheinlich die degenerierten Reste sporogenen Gewebes.

Maheshwari (1934) beschreibt ebenfalls Degenerationserscheinungen in den verschiedenen Entwicklungszuständen des Pollens von *Ophiopogon wallichianus*. Levan (1935) berichtet, daß bei *Allium* häufig Gigaspollen gebildet werden. Sakamura und Stow (1926) wiesen nach, daß bei *Gagea lutea* durch den Einfluß höherer Temperatur Pollenkörner mit abweichenden Chromosomenzahlen entstehen, die auch durch die verschiedene Größe auffallen. Der Gedanke liegt nahe, daß bei *Muscari racemosum* — einem Frühlingsblüher wie *Gagea* — die Temperatur im Gewächshaus die Abweichungen von der normalen Pollenentwicklung zur Folge hatte.

C. Das Wachstum des Pollenschlauches und die Teilung des generativen Kernes.

1. Muscari racemosum.

Um die Entwicklung des männlichen Gametophyten bis ans Ende verfolgen zu können, zog ich Pollenschläuche und zwar nach Trankowskys Methode. Ich benützte 1—2%ige Agarlösung mit Rohrzuckerkonzentration zwischen 10 und 16%. Die schönsten Teilungen des generativen Kernes erhielt ich bei 14%, was aber sicher nicht allein dem Zuckergehalt, sondern noch einer Reihe anderer Umstände zu danken war. Ich ließ die Pollenschläuche auf Deckgläsern in einer feuchten Kammer im Dunkeln bei einer Temperatur zwischen 20—24° C keimen.

Nach vielen Mißerfolgen mit anderen Fixierungs- und Färbemethoden wählte ich die sehr einfache und rasche Methode mit Karminessigsäure. Präparate, die mit Paraffin verschlossen wurden, hielten sich oft viele Wochen. Bei *M. racemosum* wurde bei dieser Färbung auch der vegetative Kern sichtbar, was mir bei anderen Färbungen nicht gelang. (Bei *M. comosum* färbte sich der vegetative Kern auch nach Behandlung mit Karminessigsäure nicht.)

Die Zeit, die von der Aussaat der Pollenkörner bis zur Teilung des generativen Kernes verstreicht, variiert bei den verschiedenen Pflanzen: Trankowsky gibt für *Convallaria majalis* 8—16, für *Galanthus nivalis* 20—24 Stunden an. Bei *Muscari* fand ich nach längeren Versuchen, daß die Teilungen ziemlich genau nach

$9^1/_2$—10 Stunden stattfinden. Manchmal aber unterblieben die Teilungen in Kulturen, deren Pollenschläuche sehr lang und schön waren. (Ob vielleicht die Teilungsbereitschaft des generativen Kernes herabgesetzt ist, wenn der Pollen aus Antheren von Blüten gegen die Spitze des Blütenstandes zu stammte? ?)

Der Pollenschlauch kann an jeder Stelle der Falte auswachsen, unabhängig von der Lage des generativen Kernes. Diese ist manchmal so ungünstig, daß der generative Kern erst verspätet in den Pollenschlauch gelangt und dabei häufig seine Gestalt verändert, an Länge einbüßt, dafür etwas dicker oder gar U-förmig verbogen wird (Fig. 2, *1*).

Fig. 2. Die Teilung des generativen Kernes im Pollenschlauch von *Muscari racemosum*. *1* Keimendes Pollenkorn. *2* Der vegetative Kern hinter dem generativen. *3* Äquatorialplatte des generativen Kernes. *4, 5, 6* Frühe Anaphasen? *7, 8* Anaphasen. *9* Telophase. *10, 11, 12* Spermakern. Vergr. ca. 740fach.

Der vegetative Kern geht in der Regel dem generativen voran, ist aber nicht selten auch hinter diesem zu sehen (Fig. 2, *2*). Ausnahmen dieser Art scheinen weder auf das Wachstum des Pollenschlauches, noch auf die Teilung des generativen Kernes einen ungünstigen Einfluß zu haben, da ich auch Spermakerne mit nachfolgendem vegetativem Kern sah (vgl. auch Poddubnaja-Arnoldi 1936 und Trankowsky 1931). Das Aussehen des vegetativen Kernes von *Muscari racemosum* ist sehr verschieden, meist recht lang — das eine Ende dünn ausgezogen —, manchmal auch rundlich. Dieser letzten Form begegnet man vorwiegend in späteren Stadien, wenn die Spermakerne

schon gebildet sind und das Wachstum des Pollenschlauches aufgehört haben dürfte (Fig. 2, *12*).

Der generative Kern, der schon im Pollenkorn durch sein prophasenartiges Aussehen aufgefallen ist, lockert sein schraubig strukturiertes Chromatin noch weiter auf. Nach etwa $9^1/_2$—10^h findet man neben den Prophasen zahlreiche Metaphasen (Fig. 2, *3*). Wir sehen eine Äquatorialplatte in der Aufsicht, die nur in ihrer Form von den üblichen Bildern abweicht. Sie ist sehr lang, was sicher auf die Gestalt und die Raumverhältnisse der generativen Zelle zurückzuführen ist. Ich glaube, daß eine normale Äquatorialplatte, die der Teilungsrichtung im Pollenschlauch gemäß von der Seite gesehen werden müßte, nur dort zu finden ist, wo die generative Zelle breit genug ist. Für beide Fälle finden sich Angaben in der Literatur: Die langgestreckte Äquatorialplatte scheint häufiger zu sein, doch ist die „normal" gestellte Äquatorialplatte keineswegs selten (Rudenko 1930, 1933, Fuchs 1936). *Narthecium ossifragum* kann nach Wulff (1935) beide Fälle verwirklichen: In den schmalen Pollenschläuchen, die in Griffeln wuchsen, bildet sich eine „Pseudoäquatorialplatte" ohne Spindelfasern; in den breiten Pollenschläuchen von künstlichen Kulturen zeigte sich eine regelrechte Äquatorialplatte mit Spindelfasern. Dagegen konnte Cooper bei der Teilung des generativen Kernes von *Lilium regale* keinen Unterschied feststellen, ob die Pollenschläuche im Griffel oder auf künstlichem Substrat gewachsen waren. — Bei *Hemerocallis flava* dürften die verschiedenen Beobachtungen von Trankowsky (1931) und Wulff (1933) wohl darauf beruhen, daß beide Arten der Teilung möglich sind.

Die langgestreckte Äquatorialplatte von *Muscari racemosum* gleicht in der Gestalt dem generativen Kern. Der Unterschied in der Größe der Chromosomen ist recht gut bemerkbar. Ein Zählen ist infolge ihrer Kleinheit und großen Zahl erschwert. Dennoch konnte ich in einer außergewöhnlich langen Äquatorialplatte mit ziemlicher Sicherheit 27 Chromosomen feststellen (Fig. 2, *3*). Leider war es unter diesen Umständen schwierig, einwandfreie, frühe Anaphasen und Anhaltspunkte für die Art des Auseinanderweichens der Chromosomen zu erhalten. Doch fielen mir öfter „Kernplatten" auf, deren Chromosomenzahl weit höher war als 27 (Fig. 2, *4*, *5*, *6*). Ich vermute, daß es sich in diesen Fällen um frühe Anaphasen handelt. Spätere Stadien sind häufig (Fig. 2, *7*, *8*). Zwischen den Chromosomen der zukünftigen Spermakerne ist ein Abstand entstanden.

Die Teilung des generativen Kernes ist noch keineswegs restlos geklärt. Nawaschin (1910) ist der Ansicht, daß dabei „die Vorgänge im wesentlichen

kaum von Kernteilungen in den Gewebezellen derselben Pflanzen verschieden" sind. Das Bild der Anaphase ist ziemlich verwickelt, „da sich die im Auseinanderweichen begriffenen Tochterchromosomen zunächst sehr dicht zusammendrängen und nur ganz allmählich losmachen, um beinahe reihenweise aufeinander nach den entgegengesetzten Enden der Zelle zu wandern". Den letzten Vorgang schildert Wulff (1933) bei *Hemerocallis flava* fast mit denselben Worten.

Die verschiedenen Teilungsfiguren sind meist von einer schmalen, hellen Zone umgeben (Fig. 2, *3*, *4*, *5*, *7*, *10*). Wir können wohl annehmen, daß es sich hier um generatives Plasma handelt, umsomehr, als es Wulff (1933) bei *Muscari botryoides* nach Färbung mit Neutralrat nachweisen konnte. Einige Male sah ich auch die beiden Spermakerne von einer gemeinsamen Plasmahülle umschlossen (Fig. 2, *10*, *12*) — also eine zweikernige Zelle, wie sie durch Nawaschin für *Lilium Martagon* und durch Trankowsky für *Convallaria majalis* bekannt wurde. Wulff (1933) beschreibt sie für *Lilium candidum* und *Hemerocallis flava*. — Es wurden auch Spermakerne von *Muscari racemosum* gesehen, von denen jeder einen hellen Hof — wahrscheinlich Eigenplasma — besaß (Fig. 2, *11*); bei vielen ließ sich aber nichts dergleichen nachweisen. Bei *Lilium Martagon* wird nach Nawaschin das generative Plasma nach Ausbildung der Kernwandung der Spermakerne zerstört. Ebenso degeneriert bei *Convallaria majalis* (Trankowsky) die schmale Zytoplasmazone, welche jeden Tochterkern umgab.

Die Spermakerne von *Muscari racemosum* waren anfangs länglich, runden sich aber später fast vollständig. Die kugeligen Spermakerne sah ich vorwiegend in dem erweiterten Ende des Pollenschlauches oft unmittelbar nebeneinander liegen. In diesem Zustand ist der Pollenschlauch sehr empfindlich, er platzt oft ganz von selber. Die Chromatinstruktur läßt vermuten, daß die Spermakerne von *M. racemosum* in kein eigentliches Ruhestadium treten, was auch Nawaschin bei *Lilium Martagon* hervorhebt. Nukleoli fehlen den Spermakernen.

Zuletzt will ich noch erwähnen, daß ich in einem einzigen meiner vielen Präparate Pollenschläuche mit Kallosepfropfen sehen konnte. Die innere Wand des Pollenschlauches stülpte sich aus, bis sie die gegenüberliegende Wand erreichte (s. Schnarf 1929, S. 263). Die Ursache dieser Pfropfenbildung weiß ich nicht.

Ganz ausnahmsweise begegnen wir auch gegabelten Pollenschläuchen. So sah ich einmal einen Pollenschlauch mit zwei ziemlich gleich langen Enden. Die beiden Kerne — in diesem Fall lag der vegetative hinter dem generativen — lagen knapp vor der Gabelung.

2. Muscari comosum.

Die Pollenschläuche von *M. comosum* wurden auf 1%igem Agar, der 12% Zucker enthielt und mit destilliertem Wasser hergestellt wurde, gezogen. Ich hielt sie meist dunkel in einer feuchten Kammer bei

ca. 20° C. Präparate, die ich nach 10 Stunden mit Karminessigsäure färbte, zeigten die verschiedensten Teilungsstadien des generativen Kernes; vom vegetativen war leider nichts zu sehen. Fig. 3, *1* zeigt den genera-

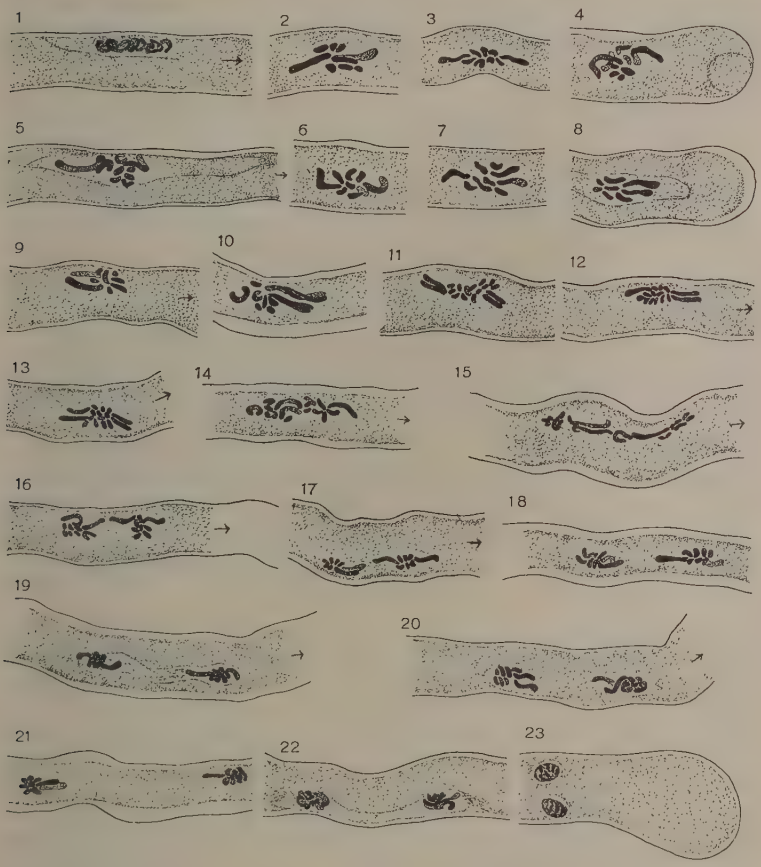

Fig. 3. Die Teilung des generativen Kernes im Pollenschlauch von *Muscari comosum*. *1* Generativer Kern in Prophase. *2—10* Äquatorialplatten. *11—13* Frühe Anaphasen. *14, 15* Das Auseinanderweichen der Chromosomen. *16—21* Anaphasen. *22* Telophase. *23* Spermakern. Vergr. ca. 740 fach.

tiven Kern in Prophase. Man kann die Chromosomen gut unterscheiden und auch annähernd 9 zählen. Die generative Zelle, die bis auf das vordere Ende gut sichtbar ist, liegt der Wand des Pollenschlauches an. In dieser Lage trifft man sie auch später (Fig. 3, *5*, *22*). Es ist durchaus möglich, daß die generative Zelle immer wandständig ist, da in vielen

Fällen, wo sich zwar keine Zelle nachweisen läßt, die Teilungsfiguren der Pollenschlauchwand genähert sind (Fig. 3, *3*, *4*, *9—17*). Wo dies nicht der Fall ist, handelt es sich vielleicht nur um andere Ansichten. Wulff (1933) machte die Beobachtung, daß sich die generative Zelle während der Kernteilung an der Pollenschlauchwand festlegt (vgl. auch Fuchs 1936).

Die Äquatorialplatte ist im Pollenschlauch von *M. comosum* längs orientiert wie bei *M. racemosum*. Ich konnte wiederholt 9 Chromosomen zählen, von denen zwei besonders lang, die übrigen wesentlich kürzer sind, was mit Delaunays Chromosomenanalyse (Fig. bei Tischler 1922) vollkommen in Einklang steht. In den Äquatorialplatten wiederholen sich sehr oft bestimmte Anordnungen der Chromosomen: Entweder liegt je ein langes Chromosom an jedem Längsende der Platte (Fig. 3, *2—7*) oder die beiden langen Chromosomen sind nebeneinander gelagert (Fig. 3, *8—10*). — In den frühen Anaphasen liegen die Tochterchromosomen parallel zueinander (Fig. 3, *11—13*). Die Art des Auseinanderweichens der Chromosomen kann man nur aus den nächsten Stadien erschließen, die wohl dafür sprechen, daß die Anaphase nicht wie in anderen Zellen senkrecht zur Äquatorialplatte verläuft, sondern infolge der beschränkten Raumverhältnisse ganz verzerrt ist, was einem „Aneinander-vorbei-gleiten" der beiden Tochterchromosomensätze gleichkommt. In Fig. 3, *14* sind die Tochterchromosomen noch nicht ganz aneinander vorübergegangen. Mit Hilfe der Mikrometerschraube läßt sich feststellen, daß die vorderen, zusammengehörenden Chromosomen etwas tiefer im Pollenschlauch liegen als die hinteren. So erkläre ich mir auch, daß sich die Anordnung der langen Chromosomen, wie sie für die Metaphase beschrieben wurde, in der Anaphase öfter wiederholt (Fig. 3, *14*, *16*, *19*). Wir finden je ein langes Chromosom an den Längsenden, die kleinen in der Mitte. Wir begegnen aber auch Anaphasen, wo die beiden langen Chromosomen einander zugewendet sind (Fig. 3, *15*, *20*) oder wo die beiden Tochterchromosomensätze die langen Chromosomen in verschiedener Weise (s. Metaphasen) angeordnet haben (Fig. 3, *17*, *18*). Wie sahen in diesen Fällen die Metaphasen aus und wie ging das Auseinanderweichen der Chromosomen vor sich? Lagen die langen Chromosomen in der Metaphase nebeneinander, dann müßten die Chromosomen des einen Tochterkernes eine Drehung um 180^0 gemacht haben. Dieser Fall scheint in Fig. 3, *15* verwirklicht zu sein, wo sich das eine lange Chromosom verzögert hat und in der Mitte U-förmig verbogen liegt. Es sind natürlich auch andere Deutungen möglich. — Sogar in späten Anaphasen sind die Chromosomen zu zählen. In der

Telophase runden sich die Tochterkerne allmählich (Fig. 3, *22*). Ich fand die fertigen Spermakerne von *M. comosum* fast kugelig, von einem kleinen, hellen Hof umgeben, das Chromatin von ähnlicher Struktur wie das des generativen Kernes (Fig. 3, *23*).

Ich sah bei *M. comosum* ganz ausnahmsweise, daß ein Pollenkorn zwei Schläuche treibt, die beide ziemlich lang werden können.

D. Der Weg der Pollenschläuche im Griffel.

Die Pollenschläuche von *Muscari racemosum* und *M. comosum* finden bei ihrem Wachstum zur Samenanlage einen vorgezeichneten

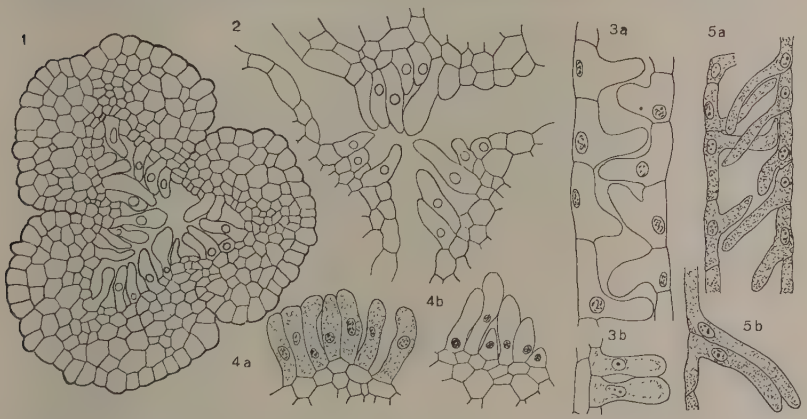

Fig. 4. *1—3 Muscari racemosum.* *1* Querschnitt durch den mittleren Teil des Griffels. *2* Querschnitt durch den untersten Teil des Griffels, Beginn der Fruchtknotenfächer. *3a, b* Längsschnitte durch den Griffel. *4a* Querschnitt durch den Griffel von *Muscari comosum* aus dem mittleren Teil, *4b* aus dem unteren Teil. *5a, b* Längsschnitte durch den Griffel von *Puschkinia scilloides*. Vergr. *1*, *2* ca. 170fach; *3—5* ca. 200fach.

Weg. Ein dreiteiliger Kanal zieht von der Narbe durch den Griffel bis zur Ansatzstelle der Funikuli. Die Narbe beider Arten ist reichlich mit Papillen besetzt; außerdem finden sich Papillen auch im Griffelkanal in großer Zahl, allerdings in den verschiedenen Teilen nicht in gleicher Weise ausgebildet. Bei *M. racemosum* sind sie in einem sehr kurzen Stück des Griffelkanals knapp unterhalb der Narbe nur vereinzelt anzutreffen. Dann aber können wir sie ohne Unterbrechung bis zum Funikulus verfolgen (Fig. 4, *1*, *2*). Die den Kanal auskleidenden Zellen, die in der Längsrichtung gestreckt sind, stülpen an irgendeiner Stelle die Papille hervor (Fig. 4, *3a*, *b*). Wenn sich der Griffelkanal zu den Fruchtknotenfächern öffnet, bleiben die Papillen nur auf die

Fortsetzung des Kanals, auf den innersten Teil, beschränkt (Fig. 4, *2*). Ihre Zahl hat stark abgenommen, aber sie genügen, um die Pollenschläuche zum Funikulus weiterzuleiten. Die Epidermis des Funikulus hat von der Ansatzstelle bis zur Mikropyle drüsigen Charakter, stellt also die Fortsetzung der Papillen des Griffelkanals dar.

M. comosum zeigt fast dieselben Verhältnisse. Papillen sind in allen Teilen des Griffelkanals zu sehen. Im obersten Teil liegen sie dicht beisammen und haben infolge ihres großen Plasmagehaltes drüsigen Charakter (Fig. 4, *4a*). Im unteren Teil sind sie nicht mehr so reich an Plasma (*4b*). Der Griffelkanal wird stellenweise so stark von den Papillen ausgefüllt, daß in den Längsschnittserien ein kompaktes Leitungsgewebe für den Pollenschlauch vorgetäuscht wird.

Puschkinia, eine Gattung, die zweifellos *Muscari* sehr nahe steht, hat ebenso wie *Muscari* einen dreiteiligen Griffelkanal. Die ihn auskleidenden Zellen sind gleichfalls in der Längsrichtung des Griffels gestreckt und an irgendeiner Stelle zu Papillen verlängert (Fig. 4, *5a*, *b*). Sie sind sehr reich an Plasma, lang und zart.

Papillen im Griffelkanal sind keine vereinzelte Erscheinung. Leitmeier-Bennesch (1923) gibt bei *Hyacinthus orientalis* einen dreiteiligen Griffelkanal an, in dessen unterem Teil die Zellen papillös sind. „Die Griffel von *Muscari racemosum*, *Scilla maritima* und *Kniphofia uvaria* weisen keine Besonderheiten auf und ähneln in ihrem Bau dem eben beschriebenen." Es müßten also bei *Muscari racemosum* sowie bei *Hyacinthus* die Papillen erst „tiefer unten" anzutreffen sein, was bei *M. racemosum* nicht ganz zutrifft, da die von Papillen fast freie Zone sehr kurz ist. Die Verfasserin schreibt auch nichts über die Länge und Zahl dieser Papillen, die für beide *Muscari*-Arten so auffallend sind.

Sowohl die Ergebnisse von Guéguen (1901) als auch die von Leitmeier-Bennesch weisen darauf hin, daß der Griffel der *Liliaceae* verschieden gebaut ist.

1. a) Der Querschnitt durch den Griffel zeigt einen dreiteiligen Griffelkanal, aber ohne Papillen: *Tulipa Gesneriana*, *Lilium Martagon*, *L. candidum* (Leitmeier-Bennesch); letztere Art, *Polygonatum multiflorum*, *Convallaria majalis*, *Ophiopogon japonica* (Guéguen).

   b) Der Griffelkanal ist dreiteilig und von lang papillösen Zellen ausgekleidet: *Muscari racemosum*, *M. comosum*, *Puschkinia scilloides*. Ähnliche Verhältnisse dürften nach Leitmeier-Bennesch auch bei *Hyacinthus orientalis*, *Scilla maritima* und *Kniphofia uvaria* vorliegen.
2. Der Querschnitt durch den mittleren und unteren Teil des Griffels zeigt drei getrennte Kanäle: *Eucomis punctata* (Guéguen), *Veltheimia capensis* (Leitmeier-Bennesch), *Camassia quamash* (nach Abbildungen von Leffingwell 1930), *Bowiea volubilis* (eigene Beobachtung).
3. Der Griffel besitzt ein kompaktes Leitungsgewebe: *Allium ursinum* (Guéguen, „. . . il n'existe pas de canal stylaire: le centre de l'organe est occupé par un collenchyme très irrégulier . . .").

Die Ähnlichkeit, die im Bau des Griffelkanals zwischen den nahe verwandten Gattungen *Muscari* und *Puschkinia* besteht, läßt mich vermuten, daß vielleicht in manchen Fällen auch der Bau des Griffels etwas zur Aufklärung von Verwandtschaftsbeziehungen beitragen könnte. Besonders bemerkenswert ist auch der ähnliche Bau von *Hyacinthus* und *Scilla*, die ebenfalls zu den *Scilloideae* gehören. Allerdings finden sich bei anderen Vertretern dieser Unterfamilie (*Eucomis*, *Veltheimia*, *Camassia*) drei Kanäle. Dies ist besonders für *Veltheimia* interessant, da diese Gattung auch sonst Besonderheiten zeigt (z. B. das Embryosackhaustorium), wie sie bei den anderen *Scilloideae* nicht vorkommen.

E. Die Entwicklung des Embryosackes von *Muscari racemosum*.

Die Embryosackmutterzelle ist schon im Herbst ausgebildet. Zwischen sie und die Epidermis schiebt sich noch eine Zelle. Die Archesporzelle muß sich demnach in die Embryosackmutterzelle und in die über ihr liegende Deckzelle geteilt haben. Letztere teilt sich schon sehr früh in zwei schmale Zellen (Fig. 5, *1*). Ich sah die Embryosackmutterzelle in den ersten Teilungsstadien, leider suchte ich die vollzogene Teilung in meinen Präparaten vergebens. Doch dürfte die obere der beiden Zellen, die aus dieser Teilung hervorgegangen sind, die zweite Teilung nicht mehr mitmachen. Es entsteht dadurch eine „Tetrade" von nur drei Zellen (Fig. 5, *2*, *3*). Über den beiden unteren liegt die degenerierte dritte. Die unterste Makrospore entwickelt sich zum Embryosack. Über dem einkernigen Embryosack sind noch Reste der beiden zugrundegegangenen Makrosporen vorhanden. In einem Fall lag zwischen diesen und der geteilten Deckzelle anscheinend eine zweite Embryosackmutterzelle in Synapsis (Fig. 5, *4*). Auch andere Präparate sprechen dafür, daß bei *M. racemosum* ganz ausnahmsweise zwei Embryosackmutterzellen vorkommen können. Im einkernigen Embryosack liegt der Kern im oberen Teile, unter ihm eine große oder mehrere kleine Vakuolen (Fig. 5, *4*). Im zweikernigen Embryosack sieht man daher außer der großen zentralen Vakuole noch eine zweite unterhalb des chalazalen Kernes (Fig. 5, *5*). Auch im vierkernigen und im jungen fertigen Embryosack (Fig. 5, *7*, *8*, *9 a*, *b*) ist die chalazale Vakuole zu sehen. Der vierkernige Embryosack reicht an der Spitze bis zur Epidermis des Nuzellus. In der Chalaza schließen an den Embryosack Zellen an, die deutlich als spätere Hypostase zu erkennen sind. — Die Teilung der vier Kerne zum achtkernigen Embryosack konnte ich einmal beobachten (Fig. 5, *8*). Die Richtung der Teilung

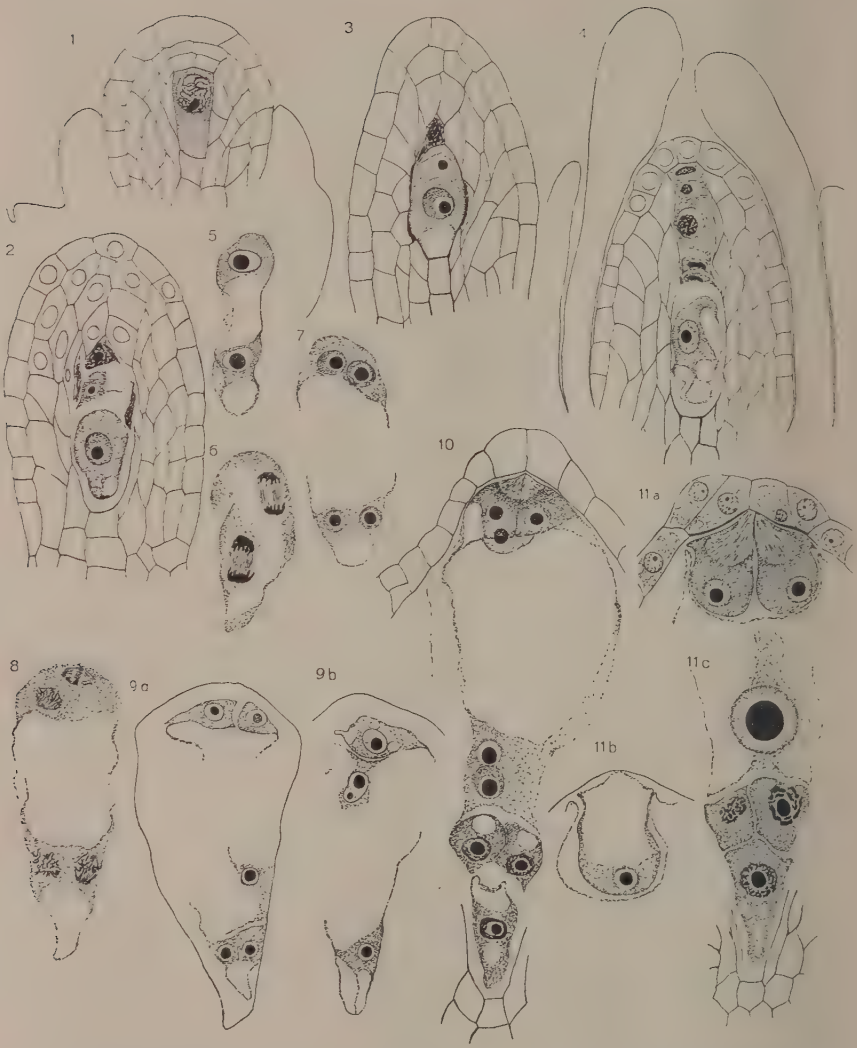

Fig. 5. Embryosackentwicklung von *Muscari racemosum*. *1* Junge Samenanlage mit Embryosackmutterzelle. *2, 3* „Tetrade" von 3 Zellen. *4* Einkerniger Embryosack, darüber 2 degenerierte Zellen, auf die eine Embryosackmutterzelle in Synapsis folgt. *5* Zweikerniger Embryosack. *6* Zweikerniger Embryosack in Teilung. *7* Vierkerniger Embryosack. *8* Vierkerniger Embryosack in Teilung. *9a, b* Junger fertiger Embryosack in zwei Schnitten. *10* Etwas älterer Embryosack. *11a, b, c* Teile des befruchtungsfähigen Embryosackes: *11a* Synergiden mit Fadenapparat. *11b* Eizelle. *11c* Antipoden, darüber der sekundäre Embryosackkern. Vergr. *1—4*, *8*, *9* ca. 330fach; *5—7*, *10* ca. 290fach; *11a, b, c* ca. 370fach.

ist verschieden. Je eine Spindel von oben und unten ist senkrecht zur Längsachse des Embryosackes gestellt, die anderen parallel zu dieser. Ich glaube nicht, daß die Richtung der Teilung nur zufällig so ist. Vielmehr vermute ich, daß im ersteren Fall oben die Synergiden, unten zwei Antipoden aus der Teilung hervorgehen. Außerdem war die obere, senkrecht auf die Längsachse gerichtete Spindel mehr in der Mitte und höher angeordnet als ihre Partnerin, aus der — wenn die Vermutung stimmt — Eizelle und Polkern entstehen müßten. Analog würde die ebenso gestellte Kernteilung im chalazalen Teil des Embryosackes die dritte Antipode und den anderen Polkern ergeben.

Junge fertige Embryosäcke, in denen der eine Polkern noch beim Eiapparat, der andere bei den Antipoden liegt, sind außerordentlich selten (Fig. 5, *9 a, b*). Die Polkerne treffen schon sehr früh in der Mitte des Embryosackes zusammen; sie verschmelzen zunächst noch nicht, sondern wandern gemeinsam zu den Antipoden (Fig. 5, *10*). Der befruchtungsreife Embryosack ist sehr charakteristisch ausgebildet. Die Synergiden (Fig. 5, *11 a*) sind an ihren Spitzen mit einem sehr schönen Fadenapparat versehen. Wo die Verwachsung mit der Wand des Embryosackes aufhört, ist eine Leiste vorhanden. Die für die Synergiden charakteristische Vakuole fehlt stets und der Kern liegt immer im untersten Teil der Zelle, was gleichfalls eine Ausnahme ist. Die Eizelle (Fig. 5, *11 b*) zeigt das gewöhnliche Verhalten. Der sekundäre Embryosackkern (Fig. 5, *11 c*) liegt direkt über den Antipoden. Eine Plasmastraße führt von ihm bis zum Eiapparat. Auf ihr „wandert offenbar der Spermakern", wie Schnarf (1928a) bei *Ornithogalum nutans* vermutet. Die Antipoden sind in der Dreizahl vorhanden. Ihre Anordnung scheint sehr beständig. Wenigstens sah ich sie nie anders als: oben zwei und darunter die dritte lange, die sich tief in die Hypostase der Chalaza senkt (vgl. auch Fig. 6, *1, 2, 3 a*). Alle drei sind von drüsiger Beschaffenheit, groß und reich an Zytoplasma, in welchem oft eine oder mehrere Vakuolen liegen. Die Kerne sind hypertrophiert.

F. Die Entwicklung der Samenanlage nach der Befruchtung.

1. Die Entwicklung des Endosperms bei *Muscari racemosum*.

Der sekundäre Embryosackkern, der im befruchtungsreifen Embryosack direkt über den Antipoden liegt, läßt bereits auf helobiale Endospermentwicklung schließen (Schnarf 1928a). Das jüngste Endospermstadium, das ich finden konnte, zeigte auch tatsächlich den Embryosack durch eine Querwand in zwei ungleiche Zellen geteilt (Fig. 6, *1*). Sowohl die große Zentralzelle als auch die weitaus kleinere

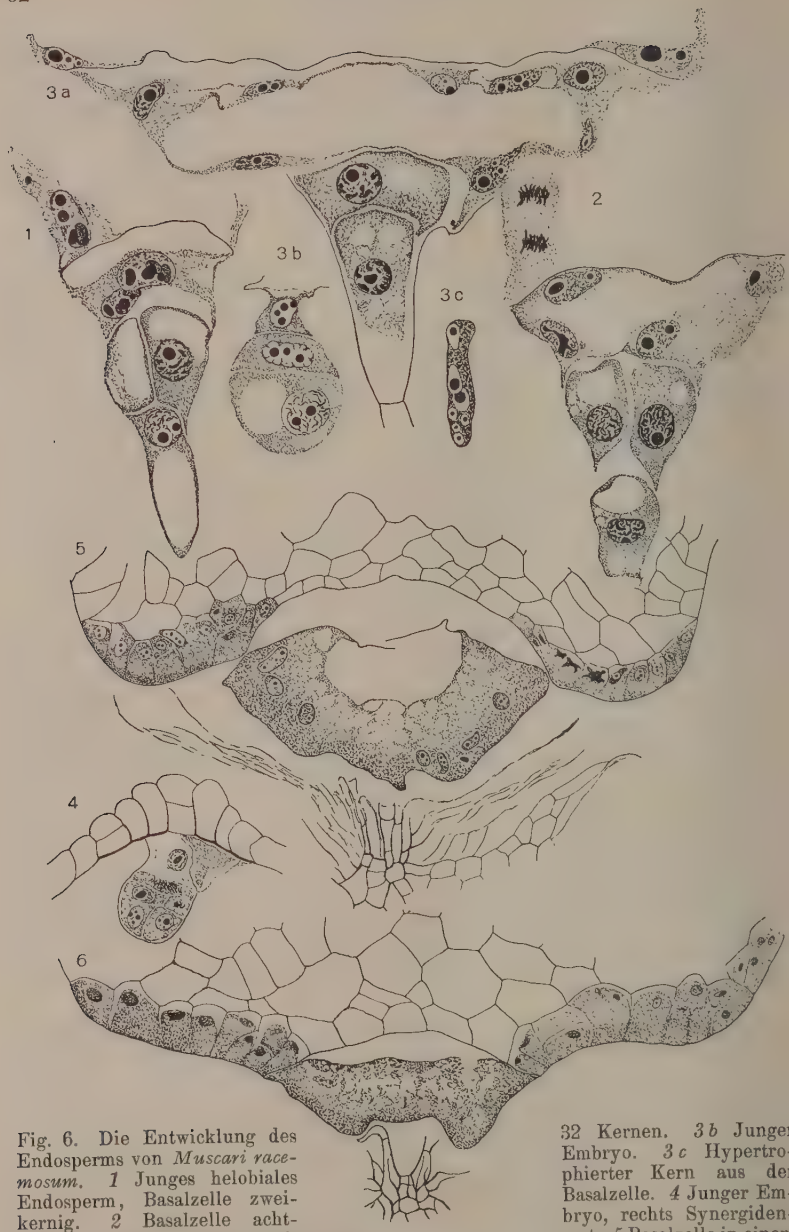

Fig. 6. Die Entwicklung des Endosperms von *Muscari racemosum*. *1* Junges helobiales Endosperm, Basalzelle zweikernig. *2* Basalzelle achtkernig. *3a* Basalzelle mit 32 Kernen. *3b* Junger Embryo. *3c* Hypertrophierter Kern aus der Basalzelle. *4* Junger Embryo, rechts Synergidenrest. *5* Basalzelle in einem älteren Entwicklungsstadium. *6* Basalzelle in einem fast reifen Samen. Vergr. *1—3* ca. 490fach; *4* ca. 250fach; *5*, *6* ca. 140fach.

Basalzelle enthielten zwei große Kerne. Die Antipoden — auch hier wieder in der charakteristischen Stellung — bleiben weiterhin in Tätigkeit. Die Teilungen gehen in der Zentral- und Basalzelle nicht gleichzeitig vor sich. Die Zentralzelle hat manchmal schon in diesen jungen Stadien einen kleinen Vorsprung. Wenn das basale Endosperm achtkernig ist, kann man in der oberen Kammer auch 8 Kerne, diese in Teilung oder 16 Kerne finden (Fig. 6, *2*). Die Basalzelle erreicht über das 16kernige das 32kernige Stadium (Fig. 6, *3 a, c*). Ihre Kerne sind oft von verschiedener Größe hypertrophiert. In der mikropylaren Kammer liegen in einem zarten, plasmatischen Wandbelag ca. 64, manchmal auch 128 Kerne; das Plasma ist an den Seitenwänden des untersten Teiles dichter, hier liegen auch verhältnismäßig mehr Kerne. Die chalazale Kammer ist entschieden reicher an Plasma, vor allem in jenen Teilen, die direkt an den Nuzellus grenzen. Eine große Vakuole nimmt das Innere der oberen und unteren Kammer ein. —

Wenn die Basalzelle 64 Kerne enthält, so zählt man in der Zentralzelle 128 oder mehr Kerne. Die Antipoden gehen zu dieser Zeit zugrunde. In Embryosäcken, in denen die Zellbildung im Endosperm bereits begonnen hatte, sah ich nichts mehr von ihnen. Die Hypostase ragt dann aus der Chalaza, rings von einer Zone zerstörter Zellen umgeben. In diesen Teil dringt häufig die Basalzelle ein (Fig. 6, *6*). Die Nuzelluszellen sind ganz aufgelöst worden, so daß der Embryosack an das innere Integument grenzt. Nur die Epidermiszellen am Scheitel des Nuzellus bleiben von der Zerstörung auch weiterhin verschont.

Zellbildung erfolgt nur im zentralen Endosperm. Wenn der seitliche Wandbelag eine Zellschichte stark ist, haben sich unmittelbar um den Embryo schon zwei, im unteren Teil bisweilen auch mehr Zellschichten gebildet. Dieser Teil ist also merklich gefördert. Das Endospermgewebe wächst durch Teilungen in radialer Richtung von außen nach innen und füllt allmählich den großen, inneren Hohlraum aus. Besonders auffallend ist die unterste Zellschichte (Fig. 6, *5, 6*), die durch ihren großen Plasmagehalt ein ganz ähnliches Aussehen erhält wie die Basalzelle, was auch auf eine ähnliche Tätigkeit schließen läßt. — Die Basalzelle zeigt das gleiche Bestreben wie die mikropylare: Sie schließt sich allmählich, wenn auch keine Zellen dabei gebildet werden. Ich habe in ihr wiederholt etwa 120—128 Kerne gezählt. Das dürfte jedoch die höchste erreichbare Zahl sein. In einer Samenanlage, deren zentrales Endosperm sich vor kurzem geschlossen haben dürfte, waren die Kerne der Basalzelle degeneriert. Am Aufbau des Endosperms beteiligt sich nur die mikropylare Kammer. Der Inhalt der chalazalen

Kammer degeneriert, sie selbst ist im fast reifen Samen nicht zu übersehen (Fig. 6, *6)* und es scheint, als bliebe sie in diesem Zustand bis zur vollständigen Reife erhalten.

Die Entwicklung des Embryos dürfte wohl ebenso vor sich gehen, wie sie Souèges (1932) bei *Muscari comosum* beschrieben hat (Fig. 6, *3 b*, *4* entsprechen Souèges' Fig. 77 und 83). Auffallend ist die große Widerstandsfähigkeit der Synergide (Fig. 6, *4*), die noch in späten Entwicklungsstadien angetroffen werden kann, was schon Tulasne (1855) aufgefallen ist. Stenar (1932) fand bei *Nothoscordum fragrans* noch im „halbreifen oder noch älteren Samen" Synergiden. Diese verhalten sich wahrscheinlich ähnlich wie die der nahe verwandten Gattung *Allium* (s. Schnarf 1929, 1931), deren große Synergiden eine ernährungsphysiologische Aufgabe haben dürften, was aber für *Muscari racemosum* nicht zutrifft. — Wenn die mikropylare Kammer ganz von Endospermgewebe erfüllt ist, beginnt das eigentliche Wachstum des Embryos (Fig. 9, *3*, *4*). Er löst die ihn umgebenden Endospermzellen auf. Der bisher kugelige Embryo wird so lang, daß er im ganz reifen Samen fast die Länge des Samens einnimmt.

2. Der fertige Embryosack und die Endospermentwicklung bei *Muscari comosum*.

Der fertige Embryosack von *M. comosum* (Fig. 7, *1*, *2*, *3*) stimmt mit dem von *M. racemosum* fast vollkommen überein. Der obere Teil der Synergiden (Fig. *2*) ist stark lichtbrechend und besitzt einen deutlichen Fadenapparat. Die untere Hälfte ist ganz von dichtem Plasma erfüllt. In dieser dunklen Masse liegt der Kern fast an der unteren Wand. Die Vakuole fehlt bei *M. comosum* ebenso wie bei *M. racemosum*.

In der Lage der Kerne und dem Fehlen der Vakuolen weichen die Synergiden der beiden *Muscari*-Arten entschieden von der gewöhnlichen Ausbildung ab, die Schnarf (1929, S. 132) folgendermaßen charakterisiert: „Vor allem fällt in jeder Synergide eine Vakuole auf, die konstant in dem chalazalwärts gerichteten Ende derselben und zwar unterhalb des Kernes liegt." Ausnahmen s. Schnarf (1929, S. 139). Strasburger (1877, T.V.) bildet von *Ornithogalum* Synergiden ab, deren Kerne im unteren Teil liegen. Stenar (1928, 1932, 1933) hat wiederholt die Feststellung gemacht, daß die Synergiden ganz von Plasma erfüllt sind, so bei *Veratrum album* (Kern im mittleren oder unteren Teil der Synergide), *Nothoscordum striatum* (Kern im unteren Teil) und *Agapanthus umbellatus* (nach Fig. 17 Kern unten). Auch ausnahmsweise können Abweichungen auftreten. Guignards (1882) Fig. 34 zeigt bei *Aloë sinensis* die Kerne im unteren Teil der Synergiden. Auch Hofmeister (1861) Fig. 16, T. XVII von *Bulbocodium vernum* und Fig. 12, T. XXV von *Paris quadrifolia* entnehme ich, daß sich der Synergidenkern — wenigstens manchmal — auch im unteren Teil der Zelle befinden kann. — Es ist sehr interessant, daß in der den *Liliaceae* nahestehenden Familie der *Amaryllidaceae* nach Stenars (1925) Beobachtungen zweierlei Typen von Synergiden vorkommen.

1. Synergiden ohne Vakuole mit Fadenapparat, Kern im unteren Teil: Alle untersuchten Vertreter der Unterfamilie der *Amaryllidoideae*. 2. Synergiden ohne Fadenapparat mit basaler Vakuole, Kern über der Vakuole: Zwei Vertreter der Unterfamilie der *Hypoxidoideae*. „Vielleicht ist dieser Unterschied nicht ganz ohne systematisches Interesse." Diese von Schnarf (1931) geäußerte Vermutung erhält vielleicht auch Bedeutung für die *Liliaceae*.

Ein gut median geführter Schnitt durch die Synergiden von *M. comosum* zeigte, daß sich nach außen zu an den Fadenapparat eine schmale, dunkle Zone anschließt, möglichenfalls eine Membranverdickung. Sie würde darauf hinweisen, daß der Fadenapparat auf Verdickungen in der Membran zurückzuführen sei. An der inneren, gegen die andere Synergide zugekehrten Membran war nichts zu sehen. Handelt es sich um eine Verdickung, so findet sie sich nur in der an die Embryosackwand grenzenden Membran. — Fadenapparate sind bei den *Liliaceae* nichts Seltenes; Liste bei Schnarf (1929, 1931). Dazu kommen noch Stenars Angaben für *Nothoscordum fragrans* (1932), *Tulbaghia violacea* (1933) und *Majanthemum bifolium* (1934). Stenar erwähnt bei allen die lichtbrechende Spitze. — Vielleicht ist auch das Vorhandensein eines Fadenapparates von gewisser systematischer Bedeutung. Schnarf (1929) bemerkt, daß für die so oft untersuchte Gattung *Lilium* kein Fadenapparat angegeben wird (was einen weiteren Unterschied zwischen *Lilioideae* und *Scilloideae* bedeuten dürfte).

In gut getroffenen Samenanlagen weisen die Synergiden — wie bei *M. racemosum* — ungefähr in der Mitte eine Leiste auf. Sehr schöne Leisten finden sich auch bei *Bulbine annua* (Stenar 1928a), auch *Anthericum ramosum* dürfte nach Schnarfs (1928b) Figuren Leisten besitzen.

Die Antipoden von *M. racemosum* und *M. comosum* stimmen mit denen von *Ornithogalum nutans* (Schnarf 1920a) vollkommen überein. Sie sind „groß, ausdauernd, plasmareich" mit einem „mächtigen, hypertrophisch ausgebildeten Kern" und kleineren oder einer größeren Vakuole. Sie bleiben noch lange während der Endospermentwicklung erhalten. Die Anordnung ist bei *M. comosum* — im Gegensatz zu *M. racemosum* — recht verschieden: zwei Zellen unten, eine darüber: manchmal umgekehrt oder alle drei annähernd in gleicher Höhe, doch reicht fast immer eine etwas tiefer in die Chalaza. Hier sind die Zellen verholzt und bilden eine deutliche Hypostase.

Auch andere *Scilloideae* zeigen gleichfalls große, hypertrophierte Antipoden: *Hyacinthus orientalis*, *Puschkinia scilloides* und *Puschkinia scilloides* var. *libanotica*, *Chionodoxa Luciliae* (alle nach eigenen Beobachtungen), *Ornithogalum*- und *Scilla*-Arten (nach Raciborsky 1893). Bei der angegebenen *Scilla bifolia* konnte ich nie große Antipoden beobachten. Sie scheinen auch bei *S. campanulata* nach der Fig. 7 bei Mc. Kenney (1898) klein zu bleiben. Vielleicht werden bei *Scilla* die Antipoden in ihrer Ausbildung nur dann unterdrückt, wenn sich die obere Dyadenzelle zum Embryosack entwickelt. Auch bei *Drimiopsis maculata* (Baranow) sind die Antipoden klein, ebenso bei *Camassia Leichtlinii* (s. Leffingwell, aber auch nach eigenen Beobachtungen). — Andere *Liliaceae* mit großen Antipoden s. Schnarf (1931, S. 236), Stenar (1932) bildet den Embryosack von *Nothoscordum fragrans* mit dem jüngsten beobachteten Endospermstadium ab, wo trotz der „großen Synergide" die ziemlich großen Antipoden noch gut erhalten sind.

Die Polkerne verschmelzen schon frühzeitig zum sekundären Embryosackkern, der im fertigen Embryosack unmittelbar über den Antipoden liegt.

Die Vermutung, daß sich helobiales Endosperm findet, wurde auch hier wieder bestätigt.

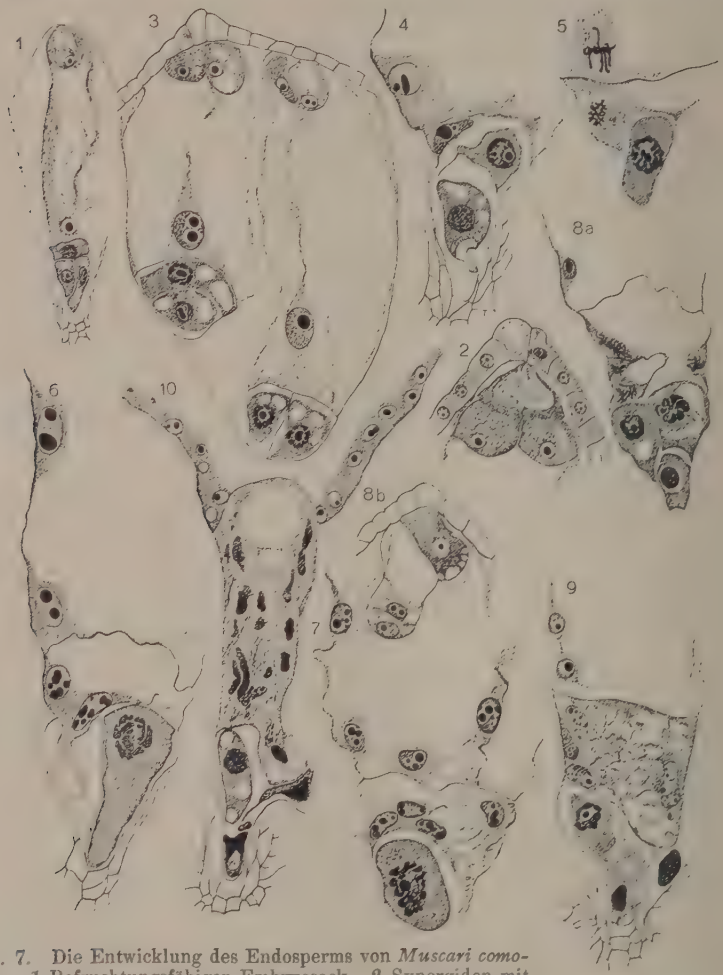

Fig. 7. Die Entwicklung des Endosperms von *Muscari comosum*. *1* Befruchtungsfähiger Embryosack. *2* Synergiden mit Fadenapparat. *3* Zwei Embryosäcke in einem Nuzellus. *4* Helobiales Endosperm. Basalzelle einkernig. *5* Kern der Basal- und Zentralzelle in Teilung. *6* Basalzelle zweikernig. *7* Basalzelle vierkernig. *8a* Schnitt durch eine 16kernige Basalzelle, Kerne in Teilung. *8b* Eizelle geteilt, rechts Synergide. *9* Basalzelle mit 32 Kernen. *10* Besonders schmale Basalzelle mit degenerierten Kernen. Vergr. *1* ca. 110fach; *2*, *4—6* ca. 220fach, *7—10* ca. 200fach.

Ich fand bei *Muscari comosum* einmal in einem Nuzellus zwei fertige Embryosäcke (Fig. 7, *3*). Beide lagen unmittelbar aneinander, nur durch eine äußerst

dünne, fast unmerkliche Plasmazone voneinander geschieden. — Sie gehen wahrscheinlich auf zwei Embryosackmutterzellen zurück.

Angaben über doppelte Embryosäcke im befruchtungsreifen Zustand konnte ich bei den *Liliaceae* nicht finden. Dagegen sah ich solche bei *Chionodoxa Luciliae*, wo sie nicht gar so selten sein dürften.

Eine Samenanlage von *Muscari comosum* wies eine außergewöhnliche, sehr merkwürdige Mißbildung auf. Das äußere Integument zeigte nichts Auffallendes (normale Größe, Dicke, Exostom). Das innere Integument dagegen legte sich nur im oberen Teil, wo es das Endostom bildet, und an der Seite etwa bis zur Mitte der Samenanlage dem äußeren Integument an. Von da ab verließ es dieses und stülpte kleinere und größere Falten in das Innere der Samenanlage, was nur dadurch möglich war, daß ein normaler Nuzellus fehlte. In der chalazalen Region bemerkte man den Rest eines Gewebes, das trotz starken Differenzierens intensiv schwarz gefärbt blieb. Es dürften die Reste des total verkümmerten Nuzellus sein, der — wahrscheinlich von einem Pilz befallen — in diesen Zustand versetzt wurde. Auch im ganzen Verlauf des Funikulus ließ sich eine feine, intensiv schwarz gefärbte Masse verfolgen.

Nicht selten sind die großen Antipoden des fertigen Embryosackes zerstört und nur als schwarze Masse sichtbar. Zur Weiterentwicklung dürften diese Embryosäcke nicht befähigt sein, da ältere Endospermstadien — ganz besonders bei *M. comosum* — die Antipoden stets in guter Verfassung zeigten.

Leider konnte ich die Teilung des befruchteten sekundären Embryosackkernes nicht sehen. Sie ergibt zwei Endospermkerne, die durch eine deutliche Wand voneinander getrennt sind (Fig. 7, *4*). Diese verläuft knapp über den Antipoden. Die beiden Endospermkerne liegen an der Seite. Es scheint, als wollte sich der Kern der Basalzelle zwischen die Antipode und die Embryosackwand eindrängen. Denselben Eindruck erhält man vom nächsten beobachteten Stadium, das die beiden Kerne in Teilung zeigt (Fig. 7, *5*). Diese erfolgt demnach in der oberen und unteren Kammer gleichzeitig. Auch begegnen wir wieder der charakteristischen, seitlichen Lagerung der Kerne. Die Teilungsfigur ist außerdem in der Basalzelle etwas schräg gestellt. Daraus geht ganz klar ihr zweikerniges Stadium hervor (Fig. 7, *6*). Der eine Kern liegt ganz an der Seitenwand, der andere schräg darunter, sich neben die Antipoden einschiebend. Beide Kerne sind groß und enthalten mehrere Nukleoli. Auch das Zytoplasma ist ganz einseitig verteilt. Es umgibt die beiden Kerne und dringt neben den Antipoden tiefer in den Embryosack hinab. Die Basalzelle macht den Eindruck einer haustoriellen Bildung. Der Embryosack ist größer geworden, auch die Wand, welche das basale und zentrale Endosperm trennt, ist von den Antipoden weiter entfernt als in den früheren Stadien. Über dieser Wand liegt an der Seite — an derselben Stelle, wo sich der erste Kern befand — der eine Kern des zentralen Endosperms, das ebenfalls zweikernig ist.

Der zweite Kern ist ein Stück gegen die Mikropyle zu gewandert. Beide Kerne liegen in einer Zytoplasmamasse und sind durch einen feinen, plasmatischen Wandbelag miteinander verbunden. — Die Eizelle ist noch ungeteilt.

Auch die folgende Teilung der Endospermkerne dürfte in der oberen und unteren Kammer ziemlich gleichzeitig verlaufen, da ein weiter vorgeschrittenes Endosperm in beiden Zellen vier Kerne aufweist (Fig. 7, 7). Die Zeichnung ist aus mehreren Schnitten kombiniert. Die drei Kerne im linken Teil der basalen Zelle liegen also in Wirklichkeit nicht so dicht beisammen. Der vierte Kern ist an die gegenüberliegende Seite bis zur Wand des helobialen Endosperms gewandert. Feine Plasmafäden verbinden ihn mit den anderen Kernen, außerdem sind zarte Plasmastränge rechts von der gezeichneten Antipode zu bemerken. Darüber liegen aber, wie aus den folgenden Schnitten hervorgeht, die beiden anderen Antipoden. Wir erkennen auch hier wieder das Bestreben der Basalzelle, sich tiefer einzubohren. — Von den vier Kernen des zentralen Endosperms hat noch keiner die Eizelle erreicht. Diesem Umstand ist es vielleicht zuzuschreiben, daß sich die Eizelle noch immer nicht geteilt hat. Dieses Endospermstadium war das letzte, das in beiden Zellen gleiche Kernzahl aufwies.

Ein etwas älteres Endosperm hatte eine achtkernige Basalzelle, in der Zentralzelle konnte ich ca. 16 Kerne zählen. Die Eizelle war bereits geteilt. — In demselben Fruchtknoten zeigte eine andere Samenanlage eine andere Verteilung: Die basale Zelle enthielt vier, die mikropylare ca. 32 (!) Kerne. Die Eizelle war eben in Teilung, also trotz der großen Kernzahl des zentralen Endosperms eine etwas verzögerte Embryoentwicklung. Wir können aus diesen beiden Fällen vielleicht am besten ersehen, wie verschieden und unabhängig die Kernteilungen in den beiden Kammern erfolgen können. Doch dürften die Kernteilungen einer Zelle streng gleichzeitig vor sich gehen.

So ein Fall ist auf Fig. 7, *8a* veranschaulicht. Alle Kerne der Basalzelle sind in Metaphase. Die Zahl der Teilungen beträgt weit mehr als acht. Es dürfte sich demnach um ein 16kerniges Stadium handeln. Dieses basale Endosperm ist außerdem gekennzeichnet durch ein eigenartiges, zelliges Aussehen. Ich betone dies deshalb, weil auch ältere Samenanlagen ein ähnliches „zelliges oder gekammertes" basales Endosperm aufweisen. — Auch in diesem Fall scheint die eine (linke) Seite der Basalzelle in der Zahl der Kerne bevorzugt im Vergleich zur anderen. Doch bleibt die Trennungswand beider Endosperme frei von Kernen und Zytoplasma. — Im zentralen Endosperm zählt man

etwa 32 Kerne. Der Embryo (Fig. 7, *8b*) hat sich nicht weiter entwickelt, er ist noch zweizellig. Neben ihm liegt eine Synergide. Sie ist noch tadellos erhalten. Auch die andere Synergide ist nicht ganz verschwunden, sie ist bis auf die Spitze zerstört und liegt, wie dem früheren Schnitt zu entnehmen ist, auf der anderen Synergide. Daraus läßt sich wohl schließen, daß die Spitzen der Synergiden — soweit der Fadenapparat reicht — sehr widerstandsfähig sind und eine andere chemische Beschaffenheit haben müssen.

Im nächsten beobachteten Stadium (Fig. 7, *9*) enthält die mikropylare Kammer ungefähr 128, die basale 32 Kerne. Die letzteren haben verschiedene Gestalt, neben kleinen und mittelgroßen befinden sich auch einige ganz große Kerne. Die letzteren sind hypertrophiert und langgestreckt; sie haben zahlreiche Nukleoli. Das Plasma hat ein eigenartiges, zerklüftetes Aussehen. Es scheint, als wäre die eine Antipode vom „Auswuchs" der Basalzelle ganz zur Seite gedrängt und zugrunde gerichtet worden. Die beiden anderen Antipoden zeigen keinerlei Veränderungen. Der Embryo ist offenbar fünfzellig (vgl. Souèges, Fig. 78). Die Synergiden sind in diesem und dem nächsten Entwicklungsstadium, das ich erhalten konnte, deutlich zu erkennen.

Der basale Teil des folgenden Endospermstadiums (Fig. 7, *10*) ist einem Trichter zu vergleichen, dessen Rohr von der Basalzelle gebildet wird. Ihre sehr verschieden gestalteten, großen, hypertrophierten Kerne machen einen degenerierten Eindruck. Wieder sehen wir, daß die Basalzelle die eine der oberen Antipoden beiseite geschoben hat, auch die unterste Antipode ist zerstört, während die dritte, obere, verschont geblieben ist. Die helobiale Wand ist gegen die mikropylare Kammer zu gewölbt. Fast unmittelbar unter dieser Wand liegt in der Basalzelle eine große Vakuole, der wir auch weiterhin begegnen werden. Ich muß darauf aufmerksam machen, daß die Basalzelle dieses Stadiums durchaus nicht immer diese Form haben muß; die beschriebene, die ja — verglichen mit jüngeren — einen besonders kleinen Durchmesser besitzt, ist sicher eine der Abweichungen, welche die Basalzelle bei ihrer Entwicklung erfahren kann. (So finden wir im angrenzenden Fach desselben Fruchtknotens eine breitere, jedoch kürzere Basalzelle.) — Der obere, erweiterte Teil des „Trichters" wird vom zentralen Endosperm gebildet. Dieser Teil des zentralen Endosperms, der sich ringförmig an die Basalzelle anschließt, ist — solange er direkt an die unteren Nuzelluszellen grenzt — gekennzeichnet durch einen dicken und dichten Plasmabelag. Darinnen sind zahlreiche Kerne eingebettet. Durch dieses Verhalten unterscheidet sich der untere Teil des zentralen

Endosperms ganz auffallend vom oberen, dessen Kerne viel weiter voneinander entfernt sind. Die Plasmaverbindungen sind ganz dünn. — Es wurde wohl schon in früheren Stadien die größere Kernzahl im unteren Teil der Zentralzelle beobachtet, doch war der Unterschied nicht so groß wie jetzt. Außerdem findet sich zum erstenmal die schon erwähnte, starke Verdichtung des Plasmas im unteren Teil. Diese Erscheinungen sprechen dafür, daß dieser Teil des zentralen Endosperms besonders gut ernährt ist und auch ernährungsphysiologisch tätig ist. So fällt auch auf, daß sich dieser Plasmabelag nicht über die ganze untere Fläche der Zentralzelle erstreckt: Die innere Kreisfläche der helobialen Wand bleibt frei von Kernen; auch die Plasmaschichte, die sicher vorhanden ist, kann nur sehr dünn sein. — Der Embryo besteht aus fünf Zellen, die mikropylwärts gelegene ist in Teilung. Er entspricht also der Fig. 83 in Souèges' Arbeit (1932). Die Synergide liegt im Nachbarschnitt.

Eine Basalzelle mit ca. 64 Kernen hat im Gegensatz zur vorigen ein recht normales Aussehen (Fig. 8, *1*). Die Mehrzahl der Kerne ist von einheitlicher Größe, sie scheinen vollkommen intakt und lassen keine Spuren einer Degeneration erkennen. Im zentralen Endosperm ist wieder die Anhäufung des Zytoplasmas und der Kerne im unteren Teil zu beobachten.

Besonders auffallend tritt uns diese Erscheinung in dem folgenden Entwicklungsstadium entgegen, wo die Zellbildung im zentralen Endosperm bereits eingesetzt hat (Fig. 8, *2*; Fig. 9, *1*). Der untere Wandbelag der mikropylaren Kammer ist bereits zwei Zellreihen stark und die Kerne dieser Zellen sind überdies schon wieder in Teilung begriffen, während die Zellkerne des zarten seitlichen Wandbelages, der nur eine Zellreihe umfaßt, vollkommen in Ruhe sind. Die Teilungen im zentralen Endosperm finden in diesem Entwicklungsstadium also nicht mehr gleichzeitig statt. Auch die unmittelbar an den Embryo grenzenden Zellen teilen sich rascher. Der kleine, kugelige Embryo, der an einem kurzen, aber widerstandsfähigen Suspensor hängt, ist von Endosperm ganz eingehüllt. — Die Basalzelle enthält mindestens 64 sehr verschieden große, intakte Kerne. Die große Vakuole ist noch immer nicht geschlossen, doch ist das sie umgebende Zytoplasma viel dichter als das übrige der Basalzelle. Um diese Zeit dürfte die Basalzelle ihre endgültige Größe und Gestalt erhalten. Ihr oberer Teil ist stärker verbreitert als früher, nach unten zu verjüngt sie sich. So sieht der Längsschnitt wie ein Kreisausschnitt aus, dessen Spitze aber fehlt. Diese wird von einer (oder zwei) Antipoden gebildet.

Die Basalzelle scheint aber mit 64 noch nicht ihre Höchstzahl an Kernen erreicht zu haben. So fand ich eine etwas ältere Samenanlage, deren Basalzelle sicher 128 Kerne enthielt (Fig. 8, *3*). Das

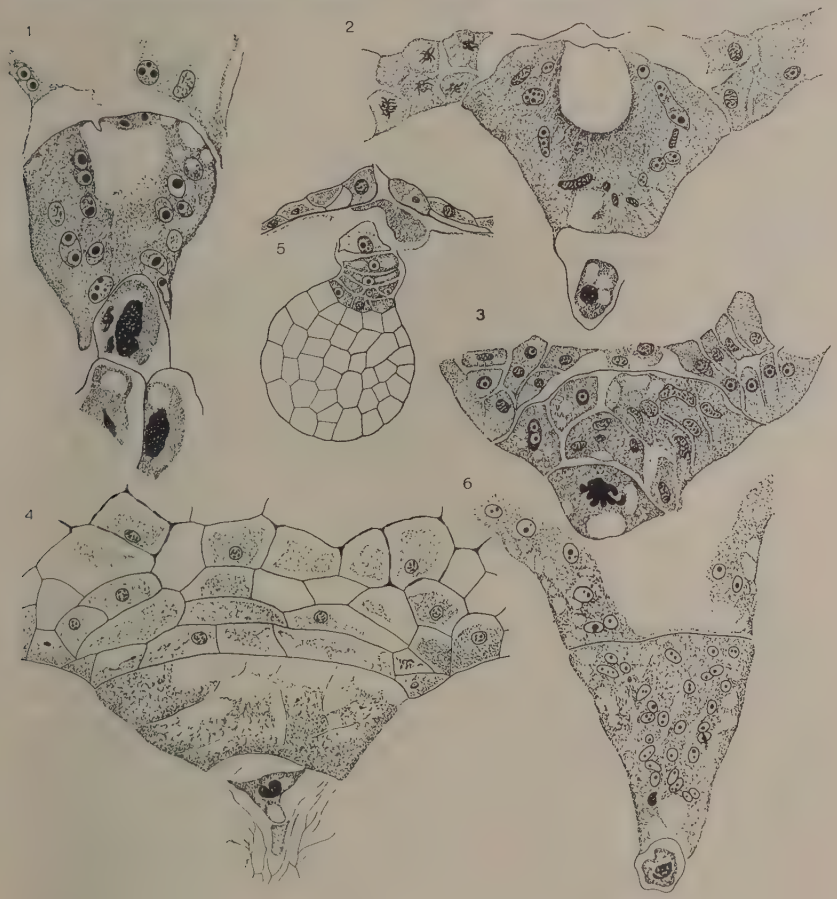

Fig. 8. *1—5 Muscari comosum. 1* Basalzelle mit 64 Kernen. *2* Zellbildung im zentralen Endosperm. *3* Basalzelle mit etwa 128 Kernen, zellig geteilt. *4* Basalzelle in einem fast reifen Samen. *5* Embryo mit Synergidenrest (rechts). *6 Muscari graecum.* Basalzelle mit etwa 128 Kernen. *1, 6* ca. 270fach; die übrigen ca. 150fach.

Zytoplasma der Basalzelle ist eigentümlich geteilt. Dies macht den Eindruck, als wäre auch im basalen Endosperm Zellbildung eingetreten. Doch sind diese „Zellen" mehrkernig, was ja nichts Außer-

gewöhnliches wäre (s. Schnarf 1929, S. 335). Diese Bilder sind mir noch öfter begegnet. Die Vakuole, die auch hier zuerst noch vorhanden war, ist verschwunden. [Ich glaube, daß diese „zellige" Ausbildung des basalen Endosperms in Beziehung steht zu jüngeren Stadien, wie sie auf Fig. 7, *8a* gezeigt wurden.] — Das Übersichtsbild (Fig. 9, *2*) zeigt die charakteristische Verteilung des zentralen Endosperms. Das Endospermgewebe besteht am mikropylaren und chalazalen Ende aus vier bis fünf Zelllagen, während die Seitenwände nur zwei Zellschichten aufweisen. Der Embryo, der nur wenig gewachsen ist, liegt rings von Endospermgewebe umgeben. Hier müssen ebenso wie am chalazalen Ende die Teilungen viel lebhafter vor sich gegangen sein. Das untere Endospermgewebe zeigt aber noch außerdem eine recht auffallende Verschiedenheit. Noch ehe die Zellbildung einsetzte, war — wie ich wiederholt hervorhob — die Anhäufung von Zytoplasma an der unteren Wand der oberen Kammer sehr

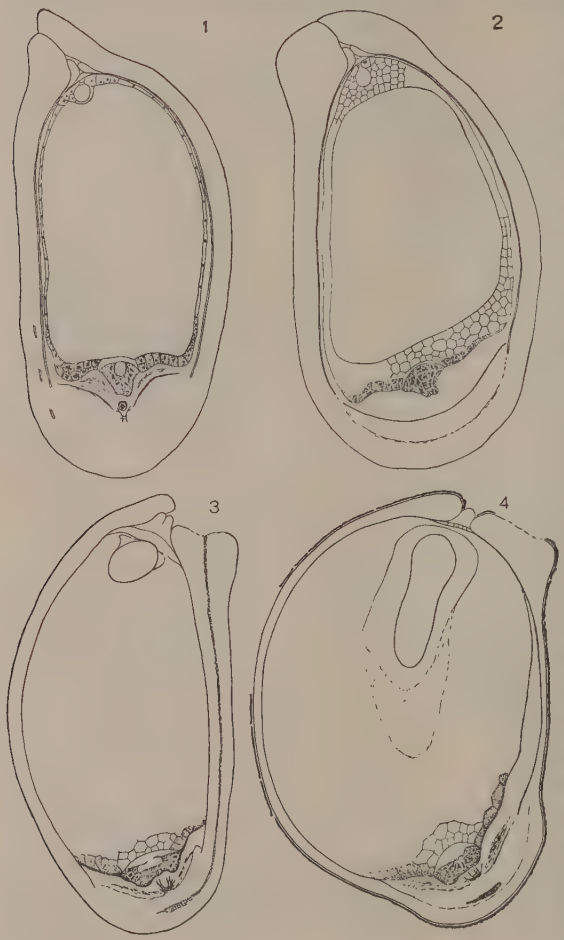

Fig. 9. Reifende Samenanlagen. *1*, *2 Muscari comosum*, jüngere Entwicklungsstadien, in der Zentralzelle wird Endospermgewebe gebildet. *3*, *4 Muscari racemosum*. *3* Zentralzelle ganz von Endospermgewebe erfüllt. *4* Fast reifer Samen. Vergr. 28 fach.

bemerkenswert. Nun — da sich Gewebe gebildet hat — unterscheidet sich diese unterste Zellschicht von den übrigen. Durch ihren reichen Plasmagehalt erhält sie fast drüsigen Charakter und die schon früher geäußerte Vermutung, daß ihr eine ähnliche ernährungsphysiologische Funktion wie der Basalzelle zukommt, liegt auch hier sehr nahe. Vor allem spricht dafür, daß sie nur soweit reicht, als der Nahrungszustrom nicht behindert ist (oder daß ihre Ausdehnung mit der Zone der resorbierten, chalazalen Zellen zusammenfällt, an deren Untergang sie vielleicht beteiligt ist und deren Inhalt sie sich zunutze macht). Aus demselben Grunde dürfte diese Zellschichte über der helobialen Wand fehlen, sie schließt erst an die Basalzelle an — gleichsam als deren Fortsetzung — und hört ungefähr dort auf, wo die Kutikulä des zusammengepreßten inneren Integumentes beginnen. Sie ist wohl noch ein kleines Stück entlang der Kutikula zu sehen, sie ist aber hier viel schmäler. Diese Zone hebt sich auch in fast reifen Samen deutlich vom übrigen Endospermgewebe der mikropylaren Kammer ab.

Die Kerne des zentralen Endosperms teilen sich in radialer Richtung. Die Kernteilungen sind mit Zellteilung verbunden. Das Endospermgewebe erfüllt allmählich — von außen nach innen wachsend — den großen Saftraum.

In einer Samenanlage, deren zentrales Endosperm schon fast geschlossen war, ließ das basale Endosperm nicht das geringste von zelligen Bildungen erkennen. Es ähnelt sehr den früheren Stadien auf Fig. 8, *1*. Die Kerne liegen dicht gedrängt um die klein gewordene Vakuole. Es dürften im ganzen etwa 128 größere und kleinere Kerne sein, bis auf wenige alle intakt. Die Antipoden sind noch vorhanden, aber in stark degeneriertem Zustand. — Ein älteres Stadium, in dem das zentrale Endosperm die mikropylare Kammer vollständig ausfüllte, zeigte eine Basalzelle, deren Inhalt degeneriert war. Auch im fast reifen Samen ist die Basalzelle vorhanden, doch ist ihr Inhalt zerstört (Fig. 8, *4*). Reste von Antipoden lassen sich sogar in diesen alten Stadien leicht nachweisen.

In der mikropylaren Kammer „wiederholt sich der Bau von *Polygonatum* mit strahlenförmiger Anordnung der Zellen auf den Embryo“ (s. Netolitzky 1926). Diese Anordnung ist das Ergebnis der früher beschriebenen Entstehung des Endospermgewebes.

Die Samenanlage hat während der Zellbildung im Endosperm kaum an Größe zugenommen. Der Embryo hat seit dem Beginn der Zellbildung seinen Durchmesser verdoppelt. Er ist in dieser Periode wohl rascher gewachsen als in der früheren, hat aber noch lange nicht

seine endgültige Größe erreicht. Von dem Augenblick an, wo das zentrale Endosperm geschlossen ist, beginnt die Hauptwachstumsperiode des Embryos. Er war bisher kugelig, nun wächst er in die Länge, tief in das Endospermgewebe hinein. Im ausgereiften Samen nimmt der zylindrische Embryo die ganze Länge des Samens ein.

Reste von Synergiden bleiben bei *Muscari comosum* sehr lange erhalten. Es scheint besonders der obere Teil, soweit der Fadenapparat reicht, sehr widerstandsfähig zu sein.

Zuletzt will ich noch erwähnen, daß auch bei *M. graecum* helobiales Endosperm mit einer vielkernigen Basalzelle gebildet wird (Fig. 8, *6*).

G. Die Entwicklung der Samenschale.

1. Muscari racemosum.

Fig. 10, *1—4* zeigt die Entwicklung der Samenschale von *M. racemosum*. Das äußere Integument besteht aus 3—4 Zellschichten, das innere aus 2. Letzteres geht allmählich zugrunde, während Zwischen- und Innenkutikula immer stärker hervortreten. Fig. 10, *1* zeigt die beginnende Zerstörung des inneren Integumentes. Die Zellschichten des äußeren Integumentes sind bald deutlich voneinander geschieden. Die Außenepidermis fällt durch besonders große, die Innenepidermis durch besonders kleine Zellen auf. Die Außenwand der Außenepidermis verdickt sich (Fig. 10, *2*), auch die Innenwand tritt auffallend hervor, dagegen bleiben die Seitenwände sehr zart. Später färbt sich die verdickte Außenwand dunkel (Fig. 10, *3*), auch die Innenwand ist schwach verdickt. Im reifen Samen (Fig. 10, *4*) sind infolge des Wachstums der ganzen Samenanlage und der zarten Seitenwände Außen- und Innenwand der Außenepidermis ganz aufeinandergepreßt. Durch die Präparation hebt sich häufig die Außenwand von dem Samen ab (Fig. 9, *4*).

Die Mikropyle wurde im befruchtungsreifen Embryosack nur vom inneren Integument gebildet, das an dieser Stelle mehrschichtig ist. Auch in den späteren Entwicklungszuständen überwächst das äußere Integument nicht das innere (Fig. 9, *3*, *4*). Der mikropylare Teil des inneren Integuments bleibt erhalten.

Außerdem sind noch im fast reifen Samen kleine Reste des Nuzellus vorhanden; es sind dies die ausdauernden Epidermiszellen vom Scheitel des Nuzellus (Fig. 9, *4*). Nuzellusreste sind bei *Fritillaria* (van Wisselingh, s. Netolitzky) in der Chalazagegend vorhanden. Nuzellusreste in der Mikropylargegend — wie bei *M. racemosum* — kommen

z. B. bei den *Crassulaceae* vor, diesbezügliche Angaben für die *Liliaceae* scheinen zu fehlen.

2. Muscari comosum.

Wenn auch die Entwicklung der Samenschale (Fig. 10, *5—8*) im allgemeinen der von *M. racemosum* gleichkommt, so sind im besonderen doch ein paar kleine Unterschiede hervorzuheben. Vor allem besitzt das äußere Integument mehr und zwar 4—6 Zellschichten, von denen stets eine (und zwar ist es immer die dritte von außen) Raphiden führt,

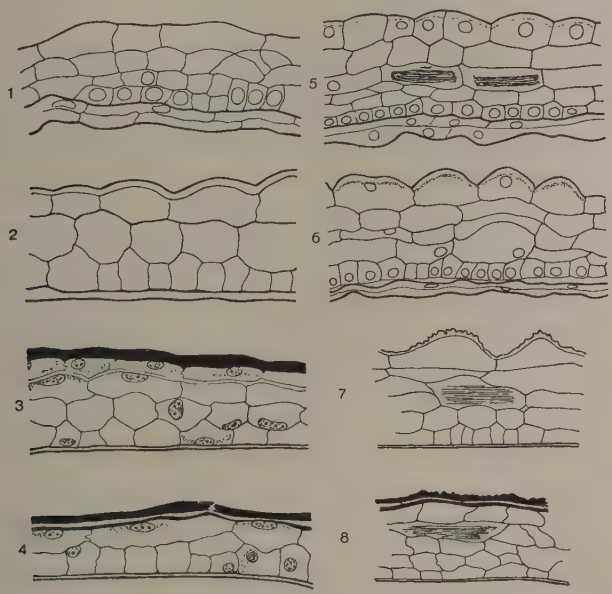

Fig. 10. Entwicklung der Samenschale. *1—4 Muscari racemosum. 5—8 Muscari comosum.* Vergr. *1—4* ca. 230fach; *4—8* ca. 170fach.

was ich bei *M. racemosum* nicht beobachten konnte. — Die Verdickungen und dunklen Einlagerungen entstehen bei *M. comosum* später. Außerdem weicht die Außenkutikula in ihrem weiteren Verhalten ab. Während sie bei *M. racemosum* glatt bleibt, legt sie sich bei *M. comosum* in kleine Fältchen (Fig. 10, 7). So entstehen in der Aufsicht eigenartige, sternförmige Zeichnungen (s. Kamensky, T. VII). Auch die „Einschlüsse" in der Außenwand von *M. comosum* auf Kamenskys Abb. 1, T. VII, dürften nach meiner Vermutung nichts anderes als die feinen

Fältchen der Außenkutikula sein. — Im reifen Samen legen sich Außen- und Innenwand der Außenepidermis eng aneinander (Fig. 10, *8*).

Kurz vor dem Beginn der Zellbildung im Endosperm wachsen die Spitzen des äußeren Integumentes über die des inneren Integumentes und schließen sich zu einem Exostom (Fig. 9, *1*, *2*), was bei *M. racemosum* nie geschieht. — Auch bei *M. comosum* verschwinden die Epidermiszellen am Nuzellusscheitel nicht.

H. Zusammenfassung und Vergleich der Samenanlagen und Samen von *Muscari racemosum* mit *Muscari comosum*.

1. Das Endosperm entwickelt sich bei beiden Arten nach dem helobialen Typus. Die Basalzelle dient als Basalapparat, sie enthält 64—128 Kerne, die später degenerieren. An dem Aufbau des Nährgewebes beteiligt sich nur das zentrale Endosperm. Die unterste Zellreihe hebt sich durch den Plasmareichtum von den übrigen ab. Die Zellen sind im reifen Samen strahlig angeordnet.

Dennoch sind kleine Unterschiede zu verzeichnen. Bei *Muscari comosum* liegen die Kerne der Basalzelle in den jungen Stadien vorwiegend auf einer Seite. Mitunter ist die Basalzelle von *Muscari comosum* lang und von haustorien-ähnlichem Aussehen, was bei *Muscari racemosum* nie beobachtet wurde. Die alte Basalzelle von *Muscari comosum* hat oft ein zelliges Aussehen, was bei *Muscari racemosum* nur äußerst selten vorkommt. Die helobiale Wand von *Muscari racemosum* ist viel stärker und widerstandsfähiger als von *Muscari comosum*, wo sie oft sehr zart ist.

2. Die Antipoden sind bei beiden groß und ausdauernd. Bei *Muscari racemosum* sind sie immer in gleicher, bei *Muscari comosum* in wechselnder Anordnung zu finden. Bei *Muscari racemosum* verschwinden sie vollständig ungefähr zu Beginn der Zellbildung im Endosperm, bei *Muscari comosum* sind Antipodenreste oft noch im fast reifen Samen zu erkennen.

3. Eine Hypostase ist beiden gemein. Doch ist sie bei *Muscari racemosum* viel widerstandsfähiger. Hier kommt es auch öfter zur Postamentbildung.

4. Der Embryo erreicht sowohl bei *Muscari racemosum* als auch bei *Muscari comosum* im reifen Zustand fast die Länge des Samens. Der Suspensor von *Muscari racemosum* scheint viel empfindlicher zu sein als bei *Muscari comosum*, wo er noch in den ältesten Stadien sehr schön zu sehen war. Darin liegt vielleicht auch der Grund, warum

5. Synergidenreste, die lange zu erkennen sind, bei *Muscari comosum* in viel älteren Entwicklungszuständen als bei *Muscari racemosum* angetroffen wurden.

6. Vom Nuzellus bleiben die Epidermiszellen am Scheitel von der Auflösung verschont und scheinen sich bis zur Samenreife zu erhalten. Die Verdickung ihrer Wände sieht man bei *Muscari racemosum* besonders schön.

7. Die Samenschale wird nur vom äußeren Integument gebildet. Die Zellen des inneren Integumentes verschwinden im Laufe der Samenentwicklung. Zwischen- und Innenkutikula legen sich aneinander, nur an der Spitze bleiben Zellreste mit Einlagerungen erhalten. Das äußere Integument von *Muscari racemosum* schließt sich nie zu einem Exostom, das bei *Muscari comosum* schon während der jungen Endospermentwicklung gebildet wird. Die Samenschale von *Muscari comosum* enthält regelmäßig Raphiden, die von *Muscari racemosum* dagegen nicht. Die Außen- und Innenwand der Epidermis des äußeren Integumentes ist bei beiden Arten verdickt: Bei *Muscari racemosum* treten früher und stärker dunkle Einlagerungen — besonders in der Außenwand — auf als bei *Muscari comosum*. Die Außenkutikula von *Muscari racemosum* bleibt glatt, während sie sich bei *Muscari comosum* in kleine Fältchen legt. Dieses Verhalten kommt auch beim

8. reifen Samen zum Ausdruck: *Muscari racemosum* besitzt einen glatten, fast glänzenden, *Muscari comosum* einen rauhen Samen mit eigenartigen Zeichnungen der Epidermis-Außenwand. Außerdem ist der Samen von *Muscari comosum* größer als von *Muscari racemosum*.

J. Die Entwicklung des Endosperms von *Puschkinia*.

Die Gattung *Puschkinia* gehört wie *Muscari* in die Unterfamilie der *Scilloideae*. Sie umfaßt nur zwei Arten: *P. scilloides* und *P. hyacinthoides*. *P. scilloides* und *P. scilloides* var. *libanotica* werden im hiesigen Botanischen Garten kultiviert. Da sie aber nur spärlich blühen, hatte ich leider wenig Material zur Verfügung. — Im befruchtungsreifen Embryosack von *P. scilloides* liegt der sekundäre Embryosackkern direkt über den Antipoden (Fig. 11, *1*). Die Synergiden, deren Kerne wie bei *Muscari* im unteren Teile liegen, besitzen eine lichtbrechende Spitze, aber keine Vakuole. Der Embryosack ist — wie die ganze Samenanlage — außerordentlich breit. Das innere Integument besteht aus zwei Zellreihen — mit Ausnahme der verbreiterten Spitzen, die derart über dem Nuzellus zusammenneigen, daß sie diesem nicht anliegen, sondern erst darüber zusammentreffen. Es bleibt dadurch

zwischen dem Nuzellus und dem inneren Integument ein kleiner Hohlraum, der durch das einsetzende Wachstum der ganzen Samenanlage verschwindet. Das äußere Integument erreicht nur kaum die Höhe des inneren. Spätere Stadien zeigen eindeutig, daß die Endospermentwicklung nach dem helobialen Typus vor sich geht, was schon aus der Lage des sekundären Embryosackkernes zu erschließen war. Die Basalzelle wird vielkernig, oft finden sich 64 Kerne, es wurden aber auch bis 120 gezählt (Fig. 11, 2). Die Antipoden sind in diesem vorgeschrittenen Stadien noch gut erhalten. — *P. scilloides* var. *libanotica*

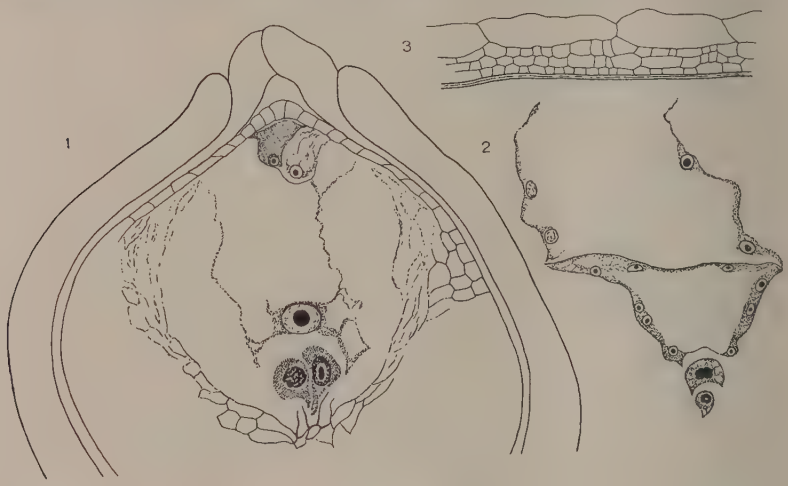

Fig. 11. *Puschkinia scilloides*. *1* Samenanlage mit befruchtungsfähigem Embryosack. *2* *P. scilloides* var. *libanotica*. Helobiales Endosperm, Basalzelle mit etwa 70 Kernen. *3* Junge Samenschale. Vergr. ca. 150fach.

verhält sich anscheinend genau so wie *P. scilloides*. Ob es in der Basalzelle zur Zellbildung kommt wie bei *Ornithogalum nutans* (Schnarf 1928a) oder ob ihr Inhalt degeneriert wie bei *Muscari*-Arten, konnte leider nicht festgestellt werden.

Interessant ist auch die Ausgestaltung der Samenschale, die bei beiden Formen dieselbe ist (Fig. 11, *3*). Das innere Integument geht wie gewöhnlich bis auf die Zwischen- und Innenkutikula zugrunde. Das äußere Integument besteht aus vier Zellschichten. Ich habe bereits bei *Muscari* hervorgehoben, daß die Epidermiszellen des äußeren Integumentes größer sind als die Zellen der übrigen Schichten. Die Epidermis von *Puschkinia* zeigt diese Vergrößerung in ganz besonderem

Maße. Ihre Höhe übertrifft die der übrigen Zellschichten zusammen. In einem Längsschnitt durch die Samenanlage kommen auf eine Epidermiszelle etwa 8—9 Zellen der subepidermalen Schichte. Diese großen Zellen kollabieren häufig bei der Präparation.

Die Gattungen *Puschkinia* und *Muscari* stimmen weitgehend überein:

1. in den Synergiden, den Antipoden und der Lage des sekundären Embryosackkernes, und
2. in der Entwicklung des helobialen Endosperms: Es wird eine vielkernige Basalzelle gebildet (bis 128 Kerne). Die Kerne liegen in dichtem Plasma, das nur an den direkt dem Nuzellus angrenzenden Wänden angesammelt ist. Die Mitte der Basalzelle füllt eine große Vakuole aus. Selbst die Ansammlung von Plasma im unteren Teil der oberen Kammer erinnert an *Muscari*.
3. Der dreiteilige Griffelkanal ist gleichfalls mit Papillen ausgekleidet.
4. Die Epidermis des äußeren Integumentes ist wohl nicht ähnlich; doch das Bestreben, diese Zellen zu vergrößern, ist dasselbe. Es hat bei *Puschkinia* zu einer extremen Ausbildung geführt.

Es kann nicht geleugnet werden, daß *Muscari* und *Puschkinia* in enger, verwandtschaftlicher Beziehung stehen.

K. Das helobiale Endosperm von *Muscari* verglichen mit dem helobialen Endosperm von *Liliaceae* und *Amaryllidaceae*.

1. Liliaceae.

1. In der Unterfamilie der *Scilloideae* ist bisher nur bei *Ornithogalum nutans* helobiales Endosperm (Schnarf 1928a) bekannt gewesen. Bei *Ornithogalum* sind „die stark entwickelten Antipoden zur Zeit der Endospermentwicklung noch wohl erhalten und aktiv", was mit *Muscari* und *Puschkinia* vollkommen übereinstimmt. Bei allen drei Gattungen ist die Zahl der Kerne in der Basalzelle ziemlich bedeutend. Schnarf gibt für *Ornithogalum* „zahlreiche, freie" Kerne an, bei *Muscari* und *Puschkinia* können es bis 128 sein. Obwohl zwischen dem Endosperm von *Ornithogalum* und *Muscari* große Ähnlichkeit besteht, finden wir neben unbedeutenden Unterschieden (daß die Basalzelle von *Ornithogalum* größer und daß die Membran zwischen den beiden Kammern in späteren Stadien „schief zur Achse" ausgespannt ist) noch einen tiefer greifenden: In der Basalzelle von *Ornithogalum* findet Zellbildung statt, sie ist im reifen Samen mit Endospermgewebe erfüllt. Bei *Muscari* dagegen degeneriert der Inhalt der Basalzelle.

2. Ein Vergleich mit den übrigen, näher beschriebenen Formen helobialen Endosperms bei den *Liliaceae* ergibt natürlich auch mancherlei Unterschiede und Ähnlichkeiten. In der Unterfamilie der *Melanthioideae* findet in der basalen Kammer nach zahlreichen Kernteilungen Zellbildung statt: *Tofieldia calyculata* (Seelieb 1924), *Tofieldia japonica* (Ono 1929), *Heloniopsis breviscapa* (Ono 1926), *Narthecium asiaticum* (Ono 1929), *Methanarthecium luteo-viride* (Ono 1929), *Veratrum*

album (STENAR 1928b, ONO 1929) und *Veratrum Maackii* (ONO 1929). Allerdings werden bei *Narthecium* und *Methanarthecium* in der Basalkammer nur wenige, dafür aber mehrkernige Zellen gebildet. Außerdem gibt ONO für *Methanarthecium* an, daß die Kerne Anzeichen von Degeneration zeigen.

3. Mannigfaltiger ist die Entwicklung der Basalzelle bei den *Asphodeloideae*. STENAR (1928a) stellte bei *Bulbine annua* fest, daß niemals Zellbildung in der basalen Endospermzelle eintritt. Es liegen in ihr auch im fast reifen Samen nur zwei hypertrophierte Kerne. In der unteren Kammer von *Eremurus himalaicus* zählt STENAR 30—32 Kerne. „Schnitte durch reife Samen zeigen, daß Zellbildung in der oberen Kammer eingetreten ist. Unter diesem Endospermkomplex liegt eine stark zusammengepreßte Zelle mit großen, hypertrophierten Kernen, was ohne Zweifel ein Rest des Basalapparates ist." Aus dieser Angabe entnehme ich, daß bei *Eremurus* die Zellbildung in der unteren Kammer gleichfalls unterbleibt. Leider wissen wir über die Entwicklung des helobialen Endospermes bei den anderen Vertretern dieser Gruppe zu wenig. Daß STENAR (1928a) bei *Asphodelus fistulosus* einmal in der Basalzelle vier Kerne fand, die „mehrfach größer als die Kerne im zentralen Endosperm" waren, deutet vielleicht auf eine ähnliche Entwicklung wie bei *Bulbine* hin.

Über das Schicksal der Basalzelle bei den *Anthericinae* sind wir noch weniger unterrichtet. Von *Paradisia Liliastrum* bildet STENAR ein $\frac{16}{4}$[1]) kerniges Stadium ab. Es müssen also die Kernteilungen „in der oberen Kammer bedeutend schneller vor sich gehen als in der unteren" (STENAR 1928). Ähnliches gilt für *Anthericum ramosum* und *liliago*, wo $\frac{8}{2}$ kernige Stadien gesehen wurden. In der Erklärung zur Abbildung von *Arthropodium cirrhatum* schreibt STENAR: „Zahlreiche Kerne in dem basalen Endosperm." Dieses fällt durch seine charakteristische Vakuolenbildung auf, die Kerne sind von gewöhnlichem Aussehen. Ob es in den drei zuletzt genannten Gattungen zur Bildung eines zelligen, basalen Endosperms kommt, wissen wir nicht.

4. Bisher wurde aus der Unterfamilie der *Allioideae* nur die Gattung *Nothoscordum* mit helobialem Endosperm gefunden. Zwei von STENAR (1932) untersuchte Arten *(N. striatum* und *N. fragrans)* stimmten darin überein, daß die Basalzelle nur vier große, hypertrophierte Kerne besitzt. Im reifen Samen von *N. striatum* enthält „die basale Endospermzelle, die sehr deutlich hervortritt, ein grobmaschiges Plasma mit degenerierten Kernen." Zellbildung tritt also im basalen Endosperm niemals ein. —

5. Auch bei *Aletris*, der einzigen Gattung der *Aletroideae*, konnte ONO (1929) bei *Aletris foliata* helobiales Endosperm feststellen. Leider fehlten spätere Endospermstadien. Doch scheint die basale Zelle schon frühzeitig zugrundezugehen.

Muscari hat mit *Heloniopsis* und *Veratrum* die ausdauernden Antipoden gemein, aber nicht deren Zellbildung in der basalen Kammer. — Allen untersuchten *Asphodeloideae* fehlen wieder die Antipoden. Eine Gruppe — *Bulbine*, *Eremurus*, *Asphodelus* — hat dafür wie zum Ersatz des Antipodialapparates die Basalzelle als Basalapparat ausgebildet, was bei *Muscari* auch der Fall ist, obwohl die Antipoden lange aushalten. — Bei *Nothoscordum* dient gleichfalls die Basalzelle als Basalapparat und „bisweilen können doch eine oder ein paar der Antipoden recht lange beobachtet werden" — wenigstens bei *Nothoscordum fragrans* (STENAR 1932); aber

1) Erklärung des Bruches unter Punkt 12 der Zusammenfassung der Ergebnisse.

die Basalzelle besitzt nur vier Kerne, während es bei *Muscari* viele sind. Es ist schade, daß wir aus Onos Arbeit (1928) nichts Näheres über die Entwicklung des helobialen Endosperms von *Trillium Smallii* erfahren können.

Wir sehen, daß eine große Mannigfaltigkeit in der Ausbildung des helobialen Endosperms herrscht, was vielleicht systematisch nur von geringer Bedeutung, aber für die Charakteristik der einzelnen Gattungen von Wert ist, da es sich bei jeder Gattung wieder etwas anders entwickelt. — *Muscari* ist von den anderen bisher untersuchten *Liliaceae* gekennzeichnet: 1. Die vielkernige Basalzelle dient als Basalapparat, ihr Inhalt degeneriert zuletzt. Nährgewebe entsteht nur in der oberen Kammer. 2. Trotzdem sind die Antipoden ausdauernd. 3. Außerdem ist die unterste Zellschichte des zentralen Endosperms durch ihren Plasmareichtum deutlich von den übrigen geschieden, also auch eine Art von Basalapparat, ähnlich wie es für nukleares Endosperm angegeben wird und zweifellos eine sehr weit verbreitete Erscheinung ist. *Muscari* verfügt demnach über einen dreifachen Basalapparat, wobei jeder anderer Entstehung ist. Der Umstand, daß diese drei Ausbildungen nacheinander auftreten, spricht in eindringlicher Weise für die Ernährungsfunktion des Basalapparates.

2. Amaryllidaceae.

In diesem Zusammenhang möchte ich darauf hinweisen, daß auch von drei Gattungen der *Amaryllidaceae* helobiales Endosperm bekannt ist. *Ixiolirion montanum* $\frac{\infty}{24}$, *Doryanthes excelsa* (Newman 1928) und *Hypoxis decumbens* $\frac{\infty}{32}$. Die Basalzelle von *Ixiolirion* und Hypoxis (Stenar 1925) wird vielkernig und nimmt am Aufbau des Endospermgewebes nicht teil. In diesem Verhalten stimmen beide mit *Muscari* überein, *Ixiolirion* — die den *Amaryllidoideae* angehört — zeigt noch außerdem große, ausdauernde Antipoden, die ja bei den *Amaryllidoideae* häufig sind. Schnarf (1931) hält Beziehungen zwischen *Liliaceae* und *Amaryllidoideae*, „deren Anschluß man vielloicht bei den *Allieae* oder den *Scilloideae* suchen könnte," für wahrscheinlich. Es ist bemerkenswert, daß sich bei den drei genannten Gruppen (*Amaryllidoideae*, *Allieae*, *Scilloideae*) gut ausgebildete Antipoden finden. Für *Ixiolirion* (*Amaryllidoideae-Ixioliriinae*) dürfte kein Anschluß gegeben sein (obgleich Deckzelle, Normaltypus, helobiales Endosperm und große Antipoden leicht in Versuchung führen könnten), da die Pollenentwicklung simultan erfolgt.

L. Zur Systematik der *Scilloideae.*

Die embryologischen Verhältnisse bei den *Scilloideae.*

Durch Schnarfs Arbeit über die „Endospermentwicklung bei *Ornithogalum*" wurde der erste Fall helobialen Endosperms bei den *Scilloideae* (damals noch *Lilioideae-Scilleae*) bekannt. Es war zu ver-

muten, daß auch andere Gattungen dieser Endospermentwicklung folgen, was durch die Untersuchung von *Muscari* und *Puschkinia* bestätigt worden ist. Es zeigte sich, daß die drei Gattungen eine große Übereinstimmung — wenigstens im ersten Teil — ihrer Endospermentwicklung zeigen: Die Basalzelle wird vielkernig, während die großen Antipoden in Tätigkeit bleiben. Schon die befruchtungsreifen Embryosäcke ähneln einander sehr. Die Entwicklung des Embryosackes geht bei *Ornithogalum nutans* (Schnarf 1931) und *Muscari racemosum* nach dem Normaltypus vor sich. (Von der Besprechung der Deckzelle und der sukzedanen Pollenentwicklung sehe ich ab, weil diese Merkmale allen untersuchten *Scilloideae* gemeinsam sind.)

Wie verhalten sich nun diese embryologischen Ergebnisse zu denen der anderen *Scilloideae*? Der Embryosack entwickelt sich bei *Galtonia candicans* (Schniewind-Thies 1901), *Drimiopsis maculata* (Baranow 1926) und *Veltheimia viridifolia* (Stiffler 1925) ebenfalls nach dem Normaltypus, bei *Scilla*-Arten und *Ornithogalum pyrenaicum* nach dem *Scilla*-Typus. Der befruchtungsreife Embryosack zeigt vor allem Unterschiede in der Ausbildung der Antipoden: Große Antipoden sah ich bei *Hyacinthus orientalis* und ganz außergewöhnlich große bei *Chionodoxa Luciliae*. Raciborsky (1893) gibt drei besonders große, kyanophile Kerne der Antipoden für *Scilla sibirica* und *bifolia* an (was ich durch meine Präparate von *S. bifolia* nicht bestätigen kann), während bei *S. peruviana* „das Chromatingerüst der Antipodenkerne gewöhnlich zu großen, unregelmäßigen Klumpen verflossen" ist. Auch Vesque (1879) bildet den Embryosack von *S. bifolia* mit goßen Antipoden ab, dagegen bleiben sie bei *S. campanulata* (Mc. Kenney 1898) klein. Die letzte Art entwickelt stets die obere Dyade zum Embryosack, die untere ist auch zur Zeit des fertigen Embryosackes noch erhalten. — Die Antipoden von *Drimiopsis maculata* degenerieren. Hofmeister gibt für *Veltheimia viridiflora* an, daß Antipoden in keinem Fall bemerkt wurden. *Veltheimia* besitzt ein Embryosackhaustorium, daß bisher nur bei Vertretern der *Anthericinae* — *Anthericum ramosum* (Schnarf 1928b) und *Paradisia liliastrum* (Stenar 1828a) — beobachtet wurde. Schnarf hebt in seiner Arbeit die Übereinstimmung zwischen dem Embryosackhaustorium von *Anthericum* und *Veltheimia* hervor. Sogar die Lage des Auswuchses von *Anthericum ramosum* — dieser ist „immer gegen den Funikulus zu gerichtet" (Schnarf 1928b) — trifft auch für *Veltheimia viridiflora* zu, wie aus Hofmeisters Fig. 3 u. 4 auf T. XVIII zu entnehmen ist. Stiffler (1925) schreibt, daß im Embryosack von *Veltheimia viridiflora* „in the short arm two dark masses resembling

degenerating nuclei" liegen, wobei es sich wohl nur um die Reste der Antipoden handeln kann. Ich fand bei Vesque (1879) einen Embryosack von *Lachenalia* mit einem normalen Eiapparat und einem großen, chalazal gelegenen Kern — sicherlich der sekundäre Embryosackkern — abgebildet. Aber „le sac embryonnaire ne possède pas d'antipodes". — Mit Ausnahme der drei eingangs besprochenen Gattungen entwickelt sich das Endosperm nach dem nuklearen Typus und zwar bei *Galtonia candicans* (Schnarf 1931), *Scilla japonica* und *cernua* (Ono 1928, Schnarf 1931), *Hyacinthus orientalis* (Schnarf 1931) und *Camassia Quamash* (Leffingwell 1930). Für *Hyacinthus* kann ich diese Entwicklungsweise bestätigen. Weder junge, noch ältere Stadien zeigten eine Querwand oder sonst einen Anhaltspunkt für helobiales Endosperm. — Nach Hofmeisters Fig. 9, T. XVIII von *Veltheimia*, auf der im Embryosackhaustorium eine Querwand gezeichnet ist, halte ich helobiales Endosperm für sehr wahrscheinlich, was eine weitere Übereinstimmung mit *Anthericum* bedeuten würde.

Schließlich soll noch darauf hingewiesen werden, daß die Ausbildung des generativen Kernes bei allen *Scilloideae* ziemlich gleich ist, nur *Galtonia*, *Camassia* und *Albuca* weichen durch ihre Kerne und besonders großen Pollenkörner von den übrigen ab (Wunderlich 1936).

Die embryologischen Befunde sprechen dafür, daß die *Scilloideae* in mindestens zwei Gruppen zerfallen.

1. Die Gruppe mit helobialem Endosperm, die sehr eng verwandt sein dürfte und die ich die *Ornithogalum*-Gruppe nennen möchte. Nach den embryologischen Befunden handelt es sich zweifellos um ursprüngliche *Liliaceae*: Deckzelle, Normaltypus, helobiales Endosperm. Schließlich finden sich geförderte Antipoden, die gleichfalls bei ursprünglichen Vertretern der *Liliaceae* (z. B. *Heloniopsis*, *Veratrum*) vorkommen können.
2. Die Gruppe mit nuklearem Endosperm variiert stärker in der Embryosackentwicklung (*Scilla*- und Normaltypus) und der Ausbildung der Antipoden (ausdauernde und frühzeitig degenerierende). Ob diese Unterschiede zu einer weiteren Gliederung dieser Gruppe berechtigen, müssen künftige Untersuchungen entscheiden. Ich will nur in Kürze darauf aufmerksam machen, daß der Griffel von *Veltheimia* sp. (Leitmeier-Bennesch) und von *Camassia Quamash* (Leffingwell) drei Kanäle besitzt, während andere Scilloideae einen dreiteiligen Griffelkanal aufweisen (*Hyacinthus*, *Scilla*, *Muscari*, *Puschkinia*).

Das Verhältnis der *Scilloideae* zu den *Lilioideae*.

Die *Scilloideae* gehörten früher zu den *Lilioideae*, die in die *Tulipeae* und *Scilleae* zerfielen. Auf Grund von Schnarfs Arbeiten (1928a, 1929) wurden die *Scilleae* von den *Lilioideae* abgetrennt und als selbständige Unterfamilie geführt (Engler und Prantl 1931). Die vorliegende Untersuchung bestätigt neuerdings die tiefe Kluft zwischen diesen beiden Unterfamilien.

1. Bei den *Lilioideae* fehlt die Deckzelle, die bei den *Scilloideae* stets vorhanden ist.
2. Der Embryosack sämtlicher neu untersuchter *Lilioideae* entwickelt sich nach dem *Fritillaria*-Typus: *Fritillaria persica* (Bambacioni 1928a), *Tulipa Gesneriana* (Bambacioni und Giombini 1930), *Lilium candidum* und *L. bulbiferum* (Bambacioni-Mezzetti 1931), *Lilium Henryi* (Cooper 1934, 1935), wahrscheinlich auch *Erythronium dens canis* (Hruby 1934). Bei den *Scilloideae* herrscht der Normaltypus vor, vereinzelt ist der *Scilla*-Typus vertreten.
3. Die Endospermentwicklung geht bei den *Lilioideae* ausschließlich nach dem nuklearen Typus vor sich, während bei den *Scilloideae* neben diesem auch helobiales Endosperm festgestellt wurde.
4. Der Embryo bleibt bei den *Lilioideae* klein (*Fritillaria*, *Tulipa*, *Erythronium*, *Lilium*). Bei den *Scilloideae* erreicht der Embryo fast die Länge des reifen Samens.
5. Auch die Untersuchung des reifen Pollenkornes brachte weitere Unterschiede: Das Pollenkorn der *Lilioideae* ist sehr groß. Die generative Zelle ist ebenfalls groß und breit spindelförmig. Sie färbt sich bei *Tulipa*, *Erythronium*, *Fritillaria* sehr leicht, schlechter bei *Lilium* infolge der Exinenbeschaffenheit (Wunderlich 1936). — Bei den *Scilloideae* begegnen wir einem schlanken Kern mit deutlich schraubiger Chromatinstruktur. Wo die Zelle sichtbar wird, ist sie lang und schmal.
6. Ebenso dürften Unterschiede in der Gestalt der Spermakerne bestehen. Die Spermakerne von *Muscari racemosum* und *M. comosum* werden zuletzt kugelig. Bei den *Lilioideae* sprechen alle Angaben für eine langgestreckte Gestalt der Spermakerne: „Homogene Stäbchen" bei *Lilium Martagon* (Overton 1891); ebenfalls bei *Lilium Martagon* und *Fritillaria tenella* „spindelförmig" (Nawaschin 1899) und „zylindrisch bis beinahe lang keulenförmig" (Nawaschin 1898); bei *Tulipa Gesneriana* „stäbchenartig" (Ernst 1901). Strasburger (1908, T. III, Fig. 36a, 38, 41) bildet von *Lilium candidum*, Welsford (1914) von *Lilium auratum*, Cooper (1936) von *Lilium regale* gleichfalls langgestreckte Spermakerne ab.

7. Die Zahl der Chromosomen beträgt bei den *Lilioideae* 12 (Tischler) eine seltene Übereinstimmung, wie sie bisher in keiner anderen *Liliaceae*-Unterfamilie bekannt ist. Dagegen scheint bei den *Scilloideae* gerade die Verschiedenheit in der Zahl der Chromosomen typisch zu sein. In ein und derselben Gattung können verschiedene Grundzahlen vorkommen (*Scilla*, *Ornithogalum*).
8. Ein weiteres Unterscheidungsmerkmal, auf das Schnarf (1928) hinweist, ist das Vorhandensein, bzw. Fehlen der Raphiden. Er stützt sich dabei auf die Untersuchungen von Fuchsig (1911), der zu folgendem Resultat kommt. „Es läßt sich eine in Blatt, Stamm und Wurzel raphidenführende Gruppe und eine Gruppe, die nirgends Raphiden aufweist, unterscheiden. Zu den ersteren gehören alle von Engler unter die *Scilleae* vereinigten Gattungen, zu letzterer alle Gattungen der *Tulipeae*.“ Leider ist in der 2. Auflage von Engler und Prantl (1930, Bd. 15a, S. 250, 251) ein Fehler unterlaufen. Es wird irrtümlich bei den *Lilioideae* „Raphidenzellen vorhanden“, bei den *Scilloideae* „Raphidenzellen fehlend“ angegeben. Dadurch geraten die Angaben in der Bestimmungstabelle mit der zitierten Literatur bei den in Frage kommenden Gattungen in Widerspruch. — Das Fehlen der Raphiden ist sicher in diesem Fall von größerer Bedeutung als das Vorhandensein, weil ja die Raphiden bei den *Liliaceae* weit verbreitet sind.
9. Ähnlich verhält es sich mit den Septalnektarien, die für die *Liliaceae* charakteristisch sind. Sie fehlen aber bei den *Lilioideae*, die den Nektar am Grunde der Tepalen ausscheiden. Dagegen wurden sie bisher ausnahmslos bei allen untersuchten *Scilloideae* gefunden (Grassmann, Schniewind-Thies).

Diese Gegenüberstellung der *Lilioideae* und *Scilloideae* bezweckte aber mehr als eine nochmalige nachträgliche Begründung für die Selbständigkeit der *Scilloideae*. Im System steht diese neue Unterfamilie nach den *Lilioideae*. Aus den früheren Darlegungen geht hervor, daß die *Lilioideae* in mehr als einer Beziehung als die abgeleitetere der beiden Unterfamilien betrachtet werden muß, daß dagegen bei den *Scilloideae* zum Teil sehr ursprüngliche Verhältnisse vorgefunden wurden.

Wenn man daher die Ansicht vertreten zu können glaubt, daß so stark verschiedene natürliche Gruppen, wie es die *Lilioideae* und *Scilloideae* sind, in einer Familie vereinigt werden dürfen, muß man zum mindesten die *Scilloideae* vor den *Lilioideae* einreihen. Es würden also auf die *Allioideae* zuerst die *Scilloideae* und dann die *Lilioideae* folgen müssen.

Zusammenfassung der Ergebnisse.

1. *Muscari racemosum* bildet ein typisches Sekretionstapetum aus, dessen Zellen schon frühzeitig zweikernig sind, später aber durch Verschmelzung einkernig werden. Während der Teilung der Pollenmutterzellen erreicht das Tapetum den Höhepunkt seiner Entwicklung. Wenn die erste Teilung im Pollenkorn beginnt, lassen sich deutliche Zeichen des Zugrundegehens wahrnehmen.
2. Die Pollenmutterzellen teilen sich sukzedan.
3. Die erste Teilung im Pollenkorn findet in der Mitte der der Falte gegenüberliegenden Wand statt und läßt eine einwandfreie Bestimmung der Chromosomenzahl von $n = 27$ zu.
4. Der generative Kern streckt sich stark in die Länge und geht noch im Pollenkorn in ein prophaseähnliches Stadium über. Das reife Pollenkorn ist zweikernig.
5. Pollenmutterzellen, Dyaden und Pollentetraden können in ihrer Weiterentwicklung gehemmt werden. Es finden sich in manchen Antherenfächern neben diesen verkümmerten Formen abnorm große Pollenkörner, die in ihrer Entwicklung den normalen voraus sind.
6. Die Teilung des generativen Kernes erfolgt bei *Muscari racemosum* und *M. comosum* im Pollenschlauch unter künstlichen Bedingungen nach etwa 9—10 Stunden und zwar ohne Spindelbildung. Die generative Zelle ist bei *M. comosum*, manchmal der Wand des Pollenschlauches anliegend, zu sehen. Die Kernplatten liegen bei beiden Arten in der Längsrichtung des Pollenschlauches. Bei *M. comosum* sind die Chromosomen in der Anaphase ähnlich angeordnet wie in der Metaphase. In beiden Stadien läßt sich die Zahl ($n = 9$) leicht feststellen. Einschnürungen des generativen Plasmas oder Phragmoplasten konnten nie beobachtet werden.
7. Die Spermakerne von *Muscari racemosum* und *M. comosum* sind zuletzt kugelig.
8. Der Griffelkanal von *Muscari racemosum*, *M. comosum* und *Puschkinia scilloides* ist dreiteilig und von langen Papillen ausgekleidet. Diese sind bei *Muscari comosum* so zahlreich und greifen derart ineinander, daß sie in Längsschnitten einem Gewebe ähneln.
9. Bei *Muscari racemosum* wird eine Deckzelle gebildet.
10. Der Embryosack entwickelt sich bei derselben Art nach dem Normaltypus.
11. Der fertige Embryosack von *Muscari racemosum* und *M. comosum* zeigt folgende Eigentümlichkeiten: Die Synergiden besitzen einen deutlichen Fadenapparat, es fehlt ihnen aber die sonst so charak-

teristische Vakuole. Der Kern liegt im unteren Teil der Zelle. Der sekundäre Embryosackkern findet sich stets unmittelbar über den großen, ausdauernden Antipoden.

12. Die Endospermentwicklung geht bei *M. racemosum* und *M. comosum* nach dem helobialen Typus vor sich. Die bedeutend kleinere chalazale Kammer kann bis 128 Kerne enthalten, doch nimmt sie am Aufbau des Endospermgewebes nicht teil, da ihr Inhalt degeneriert. Die beobachteten Stadien schreibe ich der Übersicht wegen als Bruch auf. Der Bruchstrich bedeutet die Wand des helobialen Endosperms. Der Zähler gibt die Kernzahl der Zentralzelle, der Nenner die Kernzahl der Basalzelle an. Die eckige Klammer bedeutet Zellbildung, eine fett gedruckte Zahl Degeneration der Kerne, „2—4" usw. Teilungen.

Muscari racemosum: $\frac{2}{2}, \frac{2—4}{2}, \frac{8}{8}, \frac{8—16}{8}, \frac{16}{8}, \frac{16}{16}, \frac{64}{32}, \frac{128}{32}, \frac{128}{64}, \frac{[\infty]}{128}, \frac{[\infty]}{\mathbf{128}}$.

M. comosum: $\frac{1}{1}, \frac{2}{2}, \frac{4}{4}, \frac{32}{4}, \frac{16}{8}, \frac{32}{16—32}, \frac{128}{32}, \frac{[\infty]}{64}, \frac{[\infty]}{128}, \frac{[\infty]}{\mathbf{128}}$.

13. Die Samenschale wird wie bei den übrigen *Liliaceae* nur vom äußeren Integument gebildet, während die Zellen des inneren Integumentes zugrundegehen und Innen- und Zwischenkutikula sich eng aneinanderlegen. *M. comosum* besitzt in der Samenschale raphidenführende Zellen. Die Außenwand der Außenepidermis ist bei beiden Arten stark verdickt und dunkel gefärbt, wodurch die Samenfarbe bedingt ist. Die Außenkutikula von *M. racemosum* bleibt glatt, von *M. comosum* legt sie sich in kleine Fältchen. Bei beiden Arten lassen sich noch im fast reifen Samen einige Epidermiszellen des Nuzellusscheitels nachweisen.
14. Die Gattung *Puschkinia* stimmt in der Ausgestaltung des fertigen Embryosackes, in der Entwicklung des helobialen Endosperms und der Samenschale mit *Muscari* überein.
15. Die *Scilloideae* zerfallen nach den embryologischen Befunden in mindestens zwei Gruppen:
    a) Die Gruppe mit helobialem Endosperm: *Ornithogalum*, *Muscari*, *Puschkinia*.
    b) Die Gruppe mit nuklearem Endosperm: *Scilla*, *Hyacinthus*, *Camassia*, *Galtonia*.
16. Die *Scilloideae* sind von den *Lilioideae* in vieler Hinsicht verschieden. Erstere besitzen ursprüngliche, letztere stark abgeleitete Merkmale, so daß die *Scilloideae* im System den *Lilioideae* vorangestellt werden sollten.

Die Arbeit wurde von Prof. Dr. K. Schnarf angeregt und geleitet. Ich danke ihm an dieser Stelle herzlich dafür.

Literaturverzeichnis.

Bambacioni, S., Ricerche sulla ecologia e sulla embriologia di *Fritillaria persica* L. Ann. di bot. **18,** 7—37 (1928a). — Dies., Contributo alla embriologia di *Lilium candidum* L. Rend. acc. Lincei Roma, cl. fis., mat., nat. ser. 6, **8,** 612 bis 618 (1928b). — Dies., und Giombini, A., Sulla sviluppo del gametofito femminile in *Tulipa Gesneriana* L. Ann. di bot. **18,** 373—386 (1930). — Bambacioni-Mezzetti, V., Nuove ricerche sull' embriologia delle Gigliacee. Ann. di bot. **19,** 145—155 (1931). — Baranow, P., Zytologische und embryologische Untersuchungen an *Drimiopsis maculata* Lindl. Zeitschr. f. Zellforsch. **3,** 131—148 (1926). — Cooper, D. C., Development of the embryo sac of *Lilium Henryi*. Proc. nat. ac. U.S.A. Washington **20,** 163—166 (1934). — Ders., Macrosporogenesis and development of the embryo sac of *Lilium Henryi*. Bot. Gaz. **97,** 346—355 (1935). — Ders., Development of the male gametes of *Lilium*. Bot. Gaz. **98,** 169—177 (1936). — Dahlgren, K. V. O., Über die Überwinterungsstadien der Pollensäcke und der Samenanlagen bei einigen Angiospermen. Svensk bot. Tidskr. **9,** 1—12 (1915). — Engler, A., und Prantl, K., Die natürlichen Pflanzenfamilien, 2. Aufl., Bd. 15a, Leipzig (1930). — Ernst, A., Beiträge zur Kenntnis der Entwicklung des Embryosackes und des Embryos (Polyembryonie) von *Tulipa Gesneriana* L. Flora, **88,** 37—77 (1901). — Fuchs, A., Untersuchungen über den männlichen Gametophyten von *Elaeagnus angustifolia*. Öst. bot. Zeitschr. **85,** 1—16 (1936). — Fuchsig, H., Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane der Lilioideen. Sitzungsber. d. Ak. d. Wiss., Wien, math.-nat. Kl., **120,** Abt. I (1911). — Graßmann, O., Die Septaldrüsen. Flora **67,** 113—136 (1884). — Guéguen, F., Anatomie comparée du tissu conducteur du style et du stigmate des phanérogames. Journ. de bot. **15,** (1901). — Guignard, L., Recherches sur le sac embryonnaire des phanérogames angiospermes. Ann. sc. nat. bot. 6 sér. **13,** 136—199 (1882). — Haga, T., The comparative morphology of the chromosome complement in the tribe *Parideae*. Jour. fac. sc. Hokkaido Univ. **3,** (1934). — Hofmeister, W., Neue Beiträge zur Kenntnis der Embryobildung der Phanerogamen. II. Monokotyledonen. Abh. sächs. Ges. Wiss., **7,** 629 bis 760 (1861). — Hruby, Ch., A contribution to the cytology and embryology of *Erythronium dens canis*. Bull. intern. Acad. Bohème, 9 S. (1934). — Kamensky, K. W., Morphologisch-anatomische Unterscheidungsmerkmale der Unkrautsamen aus den Familien der *Liliaceae* und *Iridaceae*. Bull. bot. of genetics and plant-breeding, U.S.S.R., **25** (1930). — Leffingwell, A. M., Morphological study of bulb and flowers of *Camassia quamash* (Pursh) Greene. Res. stud. St. College Washington **2,** 80—89 (1930). — Leitmeier-Bennesch, B., Beiträge zur Anatomie des Griffels. Sitzber. d. Ak. d. Wiss., Wien, math.-nat. Kl., **131,** Abt. I, 339—356 (1923). — Levan, A., Zytologische Untersuchungen an *Allium Schoenoprasum*. Hereditas **22,** 1—128 (1935). — Mac Kenney, R. E. B., Observations on the development of some embryosacs. Contr. bot. lab. Univ. Pennsylvania **2,** 80—86 (1898). — Maheshwari, P., Contributions to the morphology of some indian *Liliaceae*. I. The gametophytes of *Ophiopogon wallichianus*, Hook. Proc. Ind. Ac. Sci. **1,** 197—204 (1934). — Nawaschin, S., Resultate einer Revision der Befruchtungsvorgänge bei *Lilium Martagon* und *Fritillaria tenella*. Bull. ac. St. Petersbourg **8,**

Nr. 4, 377—382 (1898). — Ders., Neue Beobachtungen über Befruchtung bei *Fritillaria tenella* und *Lilium Martagon*. Bot. Centralbl. **77,** 62 (1899). — Ders., Näheres über die Bildung der Spermakerne bei *Lilium Martagon*. Ann. jard. Buitenzorg 3, Suppl. **2,** 871—904 (1910). — Netolitzky, F., Anatomie der Angiospermen-Samen. Handb. d. Pflanzenanatomie **10** (1926). — Newman, F. V., The life history of *Doryanthes excelsa*. Proc. Linn. Soc. New South Wales **53,** 499 bis 538 (1928). — Ono, T., Embryologische Studien an *Helionopsis breviscapa*. Sc. Rep. Tohoku Univ. Sendai, 4. Ser., **2,** 93—104 (1926). — Ders., Endospermbildung von Liliaceen. Bot. Mag. Tokyo **42,** 445—448 (1928). — Ders., Embryologie der *Liliaceae*, mit besonderer Rücksicht auf die Endospermbildung. I. *Melanthioideae* und *Aletroideae*. Sc. Rep. Tohoku Univ. Sendai, 4. Ser., **4,** 381—393 (1929). — Overton, E., Beitrag zur Kenntnis der Entwicklung und Vereinigung der Geschlechtsprodukte bei *Lilium Martagon*. Ref. im Bot. Centralbl. **50,** 336 (1892). — Poddubnaja-Arnoldi, V., Beobachtungen über die Keimung des Pollens einiger Pflanzen auf künstlichem Nährboden. Planta **25,** 502—529 (1936). — Raciborsky, M., Über die Chromatophilie der Embryosackkerne. Anz. Akad. Wiss. Krakau, 247—258 (1893). — Rudenko, T., Male cells of *Scrophulariaceae*. Spermatogenesis and fertilization by *Lathraea squamaria* L. Bull. jard. bot. Kieff **11,** 41—55 (1930). — Ders., Male cells of *Scrophulariaceae*. Russ. mit engl. Zusammenfassung. Bull. jard. bot. Kieff **16,** 1—16 (1933). — Sakamura, T., und Stow, J., Über die experimentell veranlaßte Entstehung von keimfähigen Pollenkörnern mit abweichenden Chromosomenzahlen. Jap. Journ. of Bot. **3,** 111—137 (1926). — Schnarf, K., Über die Endospermentwicklung von *Ornithogalum*. Öst. bot. Zeitschr. **77,** 173—177 (1928a). — Ders., Über das Embryosackhaustorium bei *Anthericum*. Öst. bot. Zeitschr. **77,** 287—291 (1928b). — Ders., Embryologie der Angiospermen. Handb. d. Pflanzenanatomie, II. Abt., 2. Teil (1929a). — Ders., Die Embryologie der *Liliaceae* und ihre systematische Bedeutung. Sitzb. d. Ak. d. Wiss., Wien, math.-nat. Kl., **138,** Abt. I, 69—92 (1929b). — Ders., Vergleichende Embryologie der Angiospermen. Berlin 1931. — Schniewind-Thies, J., Beiträge zur Kenntnis der Septalnektarien. Jena 1897. — Ders., Die Reduktion der Chromosomenzahl und die folgenden Kernteilungen in den Embryosackmutterzellen der Angiospermen. Jena 1901. — Seelieb, W., Beitrag zur Entwicklungsgeschichte von *Tofieldia calyculata* (L.) Wahlenb. Bot. Not., 172—178 (1924). — Souèges, R., Recherches sur l'embryogénie des Liliacées. Bull. soc. bot. de France **79,** 662 bis 681; **79,** 11—23 (1932). — Stenar, H., Embryologische Studien. I. und II. Akad. Abh. Uppsala (1925). — Ders., Zur Embryologie der *Asphodeline*-Gruppe. Ein Beitrag zur systematischen Stellung der Gattungen *Bulbine* und *Paradisia*. Svensk bot. Tidskr. **22,** 145—159 (1928a). — Ders., Zur Embryologie der *Veratrum*- und *Anthericum*-Gruppe. Bot. Not., 357—378 (1928b). — Ders., Studien über die Entwicklungsgeschichte von *Nothoscordum fragrans* Kunth und *N. striatum* Kunth. Svensk bot. Tidskr. **26,** 25—44 (1932). — Ders., Zur Embryologie der *Agaphanthus*-Gruppe. Bot. Not. 1933, 520—530 (1933). — Ders., Embryologische und zytologische Beobachtungen über *Majanthemum bifolium* und *Smilacina stellata*. Arkiv för Bot. **26a,** Nr. 8, 20 S. (1934). — Stiffler, E. G., Development of embryo sac in *Gasteria*, *Cyrtanthus* and *Veltheimia*. Bot. Gaz. **79,** 207—216 (1925). — Strasburger, E., Über Befruchtung und Zellteilung. Jenaische Zeitschr. **11,** 435—536 (1877). — Ders., Über Kern- und Zellteilung im Pflanzenreiche, nebst Anhang über Befruchtung. Histol. Beitr. I. Jena 1888. — Ders., Chromosomen-

zahlen, Plasmastrukturen, Vererbungsträger und Reduktionsteilung. Jahrb. f. wiss. Bot. **45,** 477—570 (1908). — Taylor, W. R., The chromosome morphology of *Veltheimia*, *Allium* and *Cyrtanthus*. Am. Journ. Bot., **12** (1925). — Tischler, G., Allgemeine Pflanzenkaryologie. Handb. d. Pflanzenanatomie (1922). — Ders., Pflanzliche Chromosomen-Zahlen. Tab. Biol. **7,** 109—226 (1931). — Ders., Pflanzliche Chromosomen-Zahlen. Tab. Biol. **11,** 281; **12,** 1—115 (1935/36). — Trankowsky, D. A., Zytologische Beobachtungen über die Entwicklung der Pollenschläuche einiger Angiospermen. Planta **12,** 1—18 (1931). — Tulasne, L. R., Nouvelles études d'embryogénie végétale. Ann. sci. nat. 4 sér. **3,** 65—74 (1855). — Vesque, J., Nouvelles recherches sur le développement des phanérogames angiospermes. Ann. sci. nat. bot. sér. 6, **8,** 261—390 (1879). — Welsford, E. J., The genesis of the male nuclei in *Lilium*. Ann. of Bot. **28,** 265—270 (1914). — Wulff, H. D., Beiträge zur Kenntnis des männlichen Gametophyten der Angiospermen. Planta **21,** 12—50 (1933). — Ders., Ein Vergleich zwischen Kultur- und Griffelpräparaten von Pollenschläuchen von *Narthecium ossifragum*. Beih. bot. Zentralbl. **54,** Abt. A, 83—98 (1935). — Wunderlich, R., Vergleichende Untersuchungen an Pollenkörnern einiger Liliaceen und Amaryllidaceen. Öst. bot. Zeitschr. **85,** 30—55 (1936).

Das Verhalten der einzelnen Zellbestandteile fixierter pflanzlicher Gewebe gegen saure und basische Farbstoffe bei verschiedener Wasserstoffionenkonzentration.

Von **Horst Drawert.**

(Aus der Botanischen Anstalt der Universität Jena).

Mit 2 Abbildungen im Text.

Wie die Untersuchungen von Naylor (1926), Pischinger (1926/27), Zeiger (1930), Yamaha und Ishii (1933), Yamaha und Abe (1934), Yamaha (1936) und Drawert (1937a, b) ergeben haben, schwankt der isoelektrische Punkt (IEP) der einzelnen Zellbestandteile tierischer und pflanzlicher Gewebe zwischen pH 3,0 und 6,0. Die einzelnen Zellbestandteile müßten danach ein unterschiedliches Verhalten gegenüber sauren und basischen Farbstoffen aufweisen.

Diese Unterschiede sind nicht nur am lebenden Material, sondern auch nach der Fixierung vorhanden (Naylor 1926, Pischinger 1926/27, Zeiger 1930, Yamaha 1936). Weiter dürften sich nicht nur einzelne Zellbestandteile, sondern dadurch bedingt auch ganze Gewebekomplexe, die bei morphologischer Gleichheit verschiedenen physiologischen Funktionen dienen, durch ihren IEP unterscheiden. Es wäre demnach wohl möglich, mit in ihrer C_H genau abgestuften Farblösungen solche physiologischen Unterschiede auch am fixierten Gewebe durch elektive Färbungen aufzudecken.

Bevor wir aber an fixiertem Material „physiologische" Gewebsanalysen durchführen können, müssen wir das Verhalten der einzelnen Zellbestandteile unter bestimmten, konstanten Bedingungen gegenüber sauren und basischen Farbstoffen bei den verschiedensten, genau abgestuften C_H-Werten kennen. So ist es die Aufgabe der vorliegenden Arbeit, diese Verhältnisse im einzelnen zu analysieren. Dabei soll auch im Vergleich zum lebenden Gewebe am toten Material der Einfluß verschiedener Salze auf die Färbung untersucht werden, wie die „Blockierung" durch KCl, $CaCl_2$ und $AlCl_3$ (Szüsc 1912, Brauner 1932/33, Bünning 1936, Czaja 1936), die Membranentfärbung durch KNO_3 (Pfeffer 1886) und die Wirkung der Gerbstoffe (Brauner 1933).

I. Methodik.

Für die qantitativen Untersuchungen benutzte ich die gleiche Versuchsanordnung wie bei meinen Untersuchungen über die Färbung fixierter Plastiden (Drawert 1937 b, S. 345/346). Die verwendeten Puffergemische waren von sehr verschiedener Zusammensetzung und Konzentration (vgl. Kolthoff 1926 und Michaelis 1926). Gewöhnlich kamen sehr konzentrierte Puffer zur Anwendung, um aber Vergleiche mit den Ergebnissen der Vitalfärbungsmethoden ziehen zu können, und um den Einfluß der Konzentration auf die Färbung zu untersuchen, wurden auch wie bei Vitalfärbungen sehr verdünnte Puffergemische verwendet (vgl. Strugger 1935). In Tabelle 1 und 2 sind zwei solche Aziditätsreihen wiedergegeben. Durch weiteres Variieren der in den Tabellen angegebenen Mischungsverhältnisse kann man auch noch bedeutend geringere Sprünge in den pH-Werten erreichen.

Tabelle 1.

Aziditätsreihe von konzentrierten Puffergemischen.

cm^3 Lösung I +	cm^3 Lösung II	pH-Wert
90 n/10 HCl	10 mol/15 KH_2PO_4	1,25
10 n/10 „	90 mol/15 „	2,54
1 n/10 „	99 mol/15 „	3,44
60 n/10 CH_3COOH	30 mol/10 CH_3COONa	4,37
20 n/10 „	80 mol/10 „	5,12
4 n/10 „	80 mol/10 „	5,87
80 mol/15 KH_2PO_4	20 mol/15 Na_2HPO_4	6,30
20 mol/15 „	80 mol/15 „	7,54
55 mol/15 „	45 mol/15 K_3PO_4	9,32
50 mol/15 „	50 mol/15 „	10,96

Tabelle 2.

Aziditätsreihe von verdünnten Puffergemischen, wie sie auch für Vitalfärbungen verwendbar sind.

cm^3 Lösung I +	cm^3 Lösung II +	cm^3 H_2O	pH-Wert
9,5 n/10 HCl	0,5 mol/15 KH_2PO_4	90	2,06
1,5 n/10 „	9,0 mol/15 „	90	3,50
10,0 mol/15 KH_2PO_4	—	90	4,72
9,0 mol/15 „	1,0 mol/15 Na_2HPO_4	90	6,09
8,0 mol/15 „	2,0 mol/15 „	90	6,42
4,0 mol/15 „	6,0 mol/15 „	90	7,15
6,0 mol/15 „	4,0 mol/15 K_3PO_4	90	7,77
5,5 mol/15 „	4,5 mol/15 „	90	8,41
5,0 mol/15 „	5,0 mol/15 „	90	10,36
4,0 mol/15 „	6,0 mol/15 „	90	11,20
2,0 mol/15 „	8,0 mol/15 „	90	11,68

Die Puffersalze und die Farbstoffe wurden nur in doppelt destilliertem Wasser gelöst. Zur Messung der pH-Werte benutzte ich wie in meinen früheren Untersuchungen die Wasserstoffelektrode.

Da in den Färbungen keine Unterschiede bei Verwendung konzentrierter und verdünnter Puffer festgestellt werden konnten, wird bei der Mitteilung der Versuchsergebnisse die Konzentration außer acht gelassen.

Folgende Farbstoffe wurden untersucht: saure Farbstoffe: Säurefuchsin, Lichtgrün, Cyanol, Erythrosin und Phloxin; basische Farbstoffe: Toluidinblau, Thionin, Methylenblau, Neutralrot, Chrysoidin, Gentianaviolett, Mauveïn, Nilblausulfat und Methylviolett.

Als Versuchsobjekte dienten: die Oberepidermis der äußeren 1. und 2. Schuppe der Zwiebel von *Allium cepa*, die Wurzelspitzen von *Allium cepa*, ausgewachsene Blätter von *Helodea canadensis*, und zwar soll in den folgenden Untersuchungen nur die Blattunterseite beachtet werden, junge Internodien von *Trandescantia virginica*, Blättchen von *Funaria hygrometrica* und die *Zygnemales: Zygnema* und *Spirogyra*. Da, wie ich in einem der folgenden Abschnitte zeigen werde, das Fixiermittel einen großen Einfluß auf den IEP der Gewebe ausübt (vgl. auch Zeiger 1930, Yamaha und Ishii 1933 und Yamaha 1936), kam nur in 70% Alkohol fixiertes Material zur Verwendung. Wurde ein anderes Fixiermittel benutzt, so wird das besonders vermerkt.

II. Versuchsergebnisse mit sauren und basischen Farbstoffen.

a) Zellmembran.

Mit sauren Farbstoffen ist die Membran gewöhnlich nicht färbbar. Die Membran der ausgewachsenen Pflanzen ist gegen Wasser immer elektronegativ geladen. Da die *Zellulose*-Wand zum größten Teil aus Kohlehydraten besteht, ist auch keine Umladung zu erwarten. Czaja (1934, S. 574) fand z. B. in seinen Versuchen mit einem Elektroosmometer, daß die negativelektrische Ladung von Fichtenholzraspeln mit steigender C_H abnimmt und bei pH 2 vollkommen vernichtet ist. Bei Rübenparenychm ist die negative Ladung schon bei pH 3 ausgeglichen. Eine Umladung konnte Czaja in seinen Versuchen nie feststellen. Demnach ist es auch vom theoretischen Standpunkt einer Elektroadsorption der Farbstoffe aus gar nicht möglich, daß die Zellulosewand saure Farbstoffe aufnehmen kann.

Dies ist aber nur für die Membranen ausgewachsener, in Alkohol fixierter Zellen gültig. Die Zellwände junger Zellen sind dagegen unter Umständen auch mit sauren Farbstoffen anfärbbar. Weiter kann auch das Fixiermittel eine Anfärbung der Zellwand mit sauren Farbstoffen bewirken.

Nach den Ergebnissen der Untersuchungen von Czaja mit dem Elektroosmometer müßten die Zellwände zwischen pH 2—3 mit der Aufnahme basischer Farbstoffe beginnen. Das trat auch in meinen Versuchen ein. So begannen an der Oberepidermis der äußersten Schuppe der Zwiebel von *Allium cepa* die Membranen ungefähr von pH 3 an, die basischen Farbstoffe zu speichern. Die Zellwände der Blattunterseite von *Helodea canadensis* begannen schon zwischen pH 2,0 und pH 2,5 mit der Farbstoffaufnahme.

Wenn die Membranfärbung nur von dem Ladungssinn der Zellulosewand abhängen würde, wäre thoretisch zu erwarten, daß die Färbung durch den ganzen untersuchten pH-Bereich erhalten bliebe. Das war aber nicht der Fall; denn erstens trat eine Konkurrenz auf zwischen Membran und Zellinhalt, und zweitens erwies sich die Membranfärbung von dem Dissoziationsgrad des verwendeten Farbstoffes abhängig.

Wir haben also in der Fixierungsfärbung eine ähnliche Konkurrenz wie in der Vitalfärbung, nur daß bei der letzteren nach den Untersuchungen von Strugger (1935/36; vgl. auch Drawert 1937a) diese Konkurrenz zwischen Zellwand und Vakuole besteht und auch stärker ausgeprägt ist. Bei der Fixierungsfärbung nimmt wohl die Membranfärbung, sobald sich der Zellinhalt zu färben beginnt, mit fallender C_H immer stärker ab; doch kommt es gewöhnlich nicht bei allen Farbstoffen zu einer vollkommenen Entfärbung wie in der Vitalfärbung.

Auf die Beeinflussung der Farbaufnahme durch die Dissoziation des Farbstoffes weist schon Czaja (1936, S. 110) hin. Die Dissoziation des Farbstoffes hat aber nur auf die Zellwandfärbung einen unmittelbaren Einfluß, nicht auf die Färbung des Zellinhaltes. Der Zellinhalt erweist sich im Gegensatz zur Zellmembran auch im fixierten Zustand als sehr gut abgepuffert, so daß er Farbstoffmoleküle aufnehmen kann, und diese werden nach der Aufnahme wieder dissoziiert, wie wir in den nächsten Abschnitten sehen werden. Die Zellwand ist in ihrer Pufferung labil, infolgedessen von der Pufferung des sie umgebenden Mediums abhängig. Sie nimmt also den Säuregrad der Umgebung an und kann den Farbstoff nur adsorbieren, wenn er in dem umgebenden Medium in dissoziiertem Zustand vorliegt.

Wie Tabelle 3 belegt, bestätigen meine Versuche diese Annahme.

Tabelle 3

Membranfärbung an der Oberepidermis der äußersten Schuppe einer Zwiebel von *Allium cepa*. Die Anzahl der Kreuze gibt die Farbintensität an, — = ungefärbt.

Farbstoff	Umschlagspunkt bei pH	pH								
		2	3	4	5	6	7	8	9	10
Toluidinblau . .	9,5—10,0	—	++	+++	++	++	+	+	+	—
Gentianaviolett	9,5—10,3	—	+	++	+	+	+	+	+	—
Neutralrot	6,8—8,0	—	++	+++	++	++	+	—	—	—
Methylenblau .	—	—	+	++	++	+	—	—	—	—
Chrysoidin . . .	5,5—6,5	—	+	++	++	+	—	—	—	—
Mauvein	—	—	+	+	—	—	—	—	—	—
Methylviolett .	2,0—2,8	—	—	—	—	—	—	—	—	—

Aus der Tabelle 3 geht hervor, daß sich die Zellwände der Oberepidermis von *Allium cepa* mit Methylviolett überhaupt nicht anfärben. Dies ist zu erwarten; denn wie ich oben erwähnte und wie auch aus Tabelle 3 zu ersehen ist, nimmt die Membran von *Allium cepa* erst über pH 3 basische Farbstoffe auf, d. h. daß der IEP der Zellwand ungefähr bei pH 3 liegen muß.

Es sei mir gestattet, auch bei der ausgewachsenen Zellwand von einem IEP zu reden, trotzdem wir hier ja, wie ich schon oben ausführte, in der Hauptsache Kohlehydrate und nur wenige Ampholyte vor uns haben. Die Zellwand der Zwiebelepidermis zeigt schon bei pH 3 keine elektrische Ladung mehr, entspricht also bei dieser C_H in ihrem elektrischen Zustand dem IEP eines reinen Ampholyten. Zumal auch der Unterschied in der Lage des Entladungspunktes bei den verschiedenen Zellwänden mit dem mehr oder weniger starken Gehalt an Eiweißstoffen zusammenhängen dürfte; denn weshalb ist z. B. an der Blattunterseite von *Helodea canadensis* im Gegensatz zu *Allium* die negative Ladung der Zellwände erst bei pH 2,2 vernichtet? Ich möchte daraus schließen, daß die Membranen der Zwiebel einen reicheren Gehalt an Eiweißstoffen besitzen, als die der Blattunterseite von *Helodea canadensis*. Dafür spricht auch die Erscheinung, daß der Entladungspunkt, wie ich in einer folgenden Arbeit belegen werde, vom Alter der Zellen abhängt. Daß junge Zellwände tatsächlich noch reich an Eiweißstoffen sind, geht auch aus Angaben von Thimann und Bonner (1933) hervor. Danach besitzen die Zellwände von *Avena*-Koleoptilen noch 12% Eiweiß.

Da, wie weiter aus Tabelle 3 hervorgeht, der Umschlagspunkt, d. h. der Übergang vom dissoziierten Zustand in den Salzzustand, für Methylviolett bei pH 2,0—2,8 liegt, ist es auch vom theoretischen Standpunkt aus nicht möglich, daß eine Membranfärbung eintritt.

Wenn diese Deutung zutrifft, müßten sich die Zellwände der Blattunterseite von *Helodea canadensis* bei pH 2,5 gerade noch anfärben; denn der IEP der Zellwand liegt in diesem Fall ja ungefähr bei pH 2,2. Wie erwartet, tritt auch zwischen pH 2,2—3,0 eine Membranfärbung mit Methylviolett ein.

Aus dem soeben Gesagten ist es leicht erklärlich, daß Brauner (1933) mit Methylviolett „5 B“ an lebenden *Spirogyren* schon ohne Anwendung des Kunstgriffes eines „Salzblockes“ keine Membranfärbung bekommen hat; denn nach eigenen Untersuchungen liegt der IEP der Zellwände von lebenden *Spirogyren* ungefähr bei pH 4,0.

Der IEP der Zellwände von *Spirogyra* schwankt allerdings sehr stark, so lag er bei Algen, die aus dem Teich des Jenaer Botanischen Gartens stammten, etwa bei pH 4,0. Andere *Spirogyra*-Arten, die zu einer anderen Jahreszeit aus einem Teich der Umgebung Jenas gesammelt wurden, besaßen ihren IEP dagegen bei pH 2,5—3,0.

Czaja (1936, S. 114) beschreibt, daß sich auch die Zellwände der *Spirogyra* vorübergehend mit Methylviolett anfärben. Ich konnte

dies nie beobachten. Der Farbstoff wurde von den Algen aufgenommen und bald darauf als Gerbstoffverbindung ausgefällt, ohne daß die Membran eine Anfärbung zeigte.

Nach dem oben Gesagten ist es allerdings möglich, daß Czaja als Versuchsmaterial Algen hatte, deren IEP in der Nähe des Umschlagpunktes vom Methylviolett lag, ähnlich den Membranen der Blattunterseite von *Helodea* in meinen Versuchen.

Czaja schreibt: „Das Nichtanfärben der Zellwände wäre aus theoretischen Gründen unmöglich". Nach meinen Überlegungen wäre gerade das Anfärben der Zellwände bei *Spirogyra* mit Methylviolett aus theoretischen Gründen unmöglich.

Auf das Verhalten der Zellwände der *Zygnemales* im allgemeinen und derjenigen von *Funaria hygrometrica* komme ich erst in einem späteren Abschnitt zu sprechen, da diese Objekte durch ihren Gehalt an Gerbstoffen basischen Farbstoffen gegenüber ein abweichendes Verhalten aufweisen.

b) Zytoplasma.

Das Zytoplasma ist ein echter Ampholyt mit ausgeprägtem IEP. So werden auf der sauren Seite des IEP die sauren Farbstoffe und auf der alkalischen Seite die basischen Farbstoffe aufgenommen. Tabelle 4 gibt ein Durchschnittsbild für die Färbung des Zytoplasmas der Oberepidermis der äußersten Zwiebelschuppe von *Allium cepa* mit sämtlichen oben angeführten Farbstoffen.

Tabelle 4.

Färbungsintensität des Zytoplasmas der Oberepidermis einer Zwiebelschuppe. Erklärung s. Tabelle 3.

pH	1,2	2,5	3,5	4,5	5,5	6,5	7,5	8,5	9,5	10,5	11,5
Saure Farbstoffe	+++	+++	++	+	–	–	–	–	–	–	–
Basische Farbstoffe ..	–	–	–	–	+	++	+++	+++	+++	++	+

Nach Tabelle 4 muß der IEP des in Alkohol fixierten Zytoplasmas zwischen pH 4,5—5,5 liegen. Weiter geht aus Tabelle 4 hervor, daß die Zytoplasmafärbung nicht in dem Maße von dem Dissoziationsgrad des Farbstoffes im Außenmedium abhängt, wie die Membranfärbung. Der Farbstoff wird vom Zytoplasma wahrscheinlich als Molekül aufgenommen und dann dissoziiert und elektroadsorptiv gebunden, da das Zytoplasma auch im fixierten Zustand gut gepuffert sein dürfte. Die Pufferung des Zytoplasmas wird erst durch die stark alkalischen Puffer

gestört, und damit ist wohl die Abnahme der Färbungsintensität über pH 10,0 zu erklären. Mit Neutralrot kommt man überhaupt nur bis pH 8,5, da bei noch geringerer C_H der gesamte Farbstoff sofort als Salz ausfällt. Die anderen basisen Farbstoffe verhalten sich aber im Gegensatz zur Membranfärbung vollkommen gleich.

c) Plastiden.

Für die Plastidenfärbung konnte ich meine schon früher mitgeteilten Beobachtungen mit Säurefuchsin und Toluidinblau (Drawert, 1937 b) auch für die anderen Farbstoffe bestätigen. Für die Farbaufnahne gilt dasselbe Prinzip wie beim Zytoplasma. Tabelle 5 gibt die Durchschnittswerte für sämtliche angewandten Farbstoffe wieder.

Tabelle 5.

Färbungsintensität der Plastiden in den Zellen der Blattunterseite von *Helodea canadensis*. Erklärung s. Tabelle 3.

pH	1,2	2,5	3,5	4,5	5,5	6,5	7,5	8,5	9,5	10,5	11,5
Saure Farbstoffe	+++	++	+	–	–	–	–	–	–	–	–
Basische Farbstoffe ..	–	–	–	+	++	+++	+++	+++	+++	++	+

Nach Tabelle 5 liegt der IEP der Plastiden der Blattunterseite von *Helodea canadensis* ungefähr bei pH 4, das ist etwas tiefer als in meiner früher veröffentlichen Tabelle (ungefähr zwischen pH 4,5 — 5,0). Dieser Unterschied erklärt sich daraus, daß die beiden Blattseiten von *Helodea canadensis* auch im fixierten Zustand ein ganz verschiedenes Verhalten aufweisen, und daß der IEP der Plastiden weitgehend vom Alter der Blätter abhängt; doch will ich auf diese Unterschiede hier nicht näher eingehen.

d) Zellkern.

Als vierter wichtiger Bestandteil der Zelle bleibt noch der Kern zu untersuchen. Hier trat die Erscheinung auf, daß sich der Ruhekern mit basischen Farbstoffen durch den ganzen pH-Bereich von 2,3 — 11,5 färbte, allerdings mit verschieden starker Intensität, außerdem aber bis etwa pH 4,5 auch die sauren Farbstoffe aufnahm. Aus dieser Erscheinung war es sehr naheliegend zu schließen, daß die einzelnen Kernbestandteile einen ganz verschiedenen IEP besitzen.

An in Chrom-Essigsäure fixierten Wurzelspitzen der Hyazinthe und anderer Pflanzen konnte schon Naylor (1926) ein ganz verschiedenes Verhalten der einzelnen Kernbestandteile gegen saure und basische Farb-

stoffe feststellen. Naylor benutzt diesen Unterschied im IEP zu einer differenzierten Färbung sich teilender Kerne mit sauren und basischen Farbstoffen. Bei der Verwendung von Eosin und Toluidinblau als Farbstoff findet Naylor für die einzelnen Kernbestandteile in der Wurzelspitze einer Hyazinthe folgende Durchschnittswerte für den IEP:

Chromatin des Ruhekerns bei pH 5,1—5,3
Chromosomen . . . . . bei pH 4,7—4,9
Nukleoli . . . . . bei pH 5,4—5,6.

Yamaha (1936) fand dagegen in seinen Untersuchungen keine bedeutenden Unterschiede im IEP der einzelnen Kernbestandteile. So gibt Yamaha z. B. für die in absolutem Alkohol fixierten Pollenmutterzellen von *Lilium speciosum* folgende isoelektrischen Punkte an (durch Färbung mit Erythrosin und Methylviolett festgestellt): für Karyotin und Nukleolus des Ruhekerns bei pH 3,6—4,0, und für die Chromosomen auch bei pH 3,6—4,0. Einen kleinen Unterschied findet Yamaha bei den Kernen in den Pollenmutterzellen von *Lilium auratum* (in absolutem Alkohol fixiert), und zwar bei Verwendung von KCl — HCl Pufferlösungen: IEP für das Ruhe-Karyotin bei pH 3,6—4,0; für den Nukleolus bei pH 3,2—3,6; für die Chromosomen ebenfalls bei pH 3,2—3,6. Bei Verwendung von Azetat-Pufferlösungen erhielt er dagegen folgende Werte: für Karyotin bei pH 4,1—4,3 und für den Nukleolus auch bei pH 4,1—4,3; für die Chromosomen aber bei pH 3,9—4,1.

An lebenden und überlebenden Zellkernen des Mesophylls der Schuppen von *Allium cepa* konnte auch Strugger (1932) ein unterschiedliches Verhalten des Karyotins und der Karyolymphe gegen saure und basische Farbstoffe feststellen. So speicherte das Karyotin nur die basischen, während die Karyolymphe nur die sauren Farbstoffe aufnahm. In den Kernen der in Carnoy fixierten Zwiebelschuppen verhielten sich die beiden Kernphasen gerade umgekehrt.

Ich benutzte in meinen Untersuchungen für den Ruhekern in erster Linie die Oberepidermis der Zwiebel von *Allium cepa*, für die Teilungsstadien des Kernes in Paraffin eingebettete Wurzelspitzen von *Allium cepa* (Schnittdicke 8 μ) und um das Einbetten und Schneiden zu vermeiden die Zellen der Blattbasis von *Tradescantia virginica*, die man nach Gicklhorn (1929) auch für Lebendbeobachtungen gut verwenden kann.

Im Ruhekern der Oberepidermis von *Allium cepa* konnte ich sehr gut den IEP der Nukleoli (gewöhnlich zwei, seltener einer oder drei) bestimmen, wie Tabelle 6 zeigt.

Tabelle 6.

Färbungsintensität der Nukleoli in den Ruhekernen der Oberepidermis der Zwiebel von *Allium cepa* (Alkoholfixierung).

pH	1,2	2,5	3,5	4,5	5,5	6,5	7,5	8,5	9,5	10,5	11,5
Saure Farbstoffe	+++	+++	++	+	–	–	–	–	–	–	–
Basische Farbstoffe..	–	–	–	–	++	+++	+++	+++	+++	++	+

Nach Tabelle 6 muß der IEP für den Nukleolus ungefähr bei pH 5 liegen.

Bei noch niederer C_H wie pH 7,5—8,0 sind die einzelnen Kernbestandteile nicht mehr zu erkennen. Der Kern ist vollkommen homogen gefärbt, da jetzt alle Kernbestandteile auf der alkalischen Seite ihres isoelektrischen Punktes liegen.

Um die in meinen Versuchen aufgetretenen Unterschiede in der Färbungsintensität zu zeigen, soll in Tabelle 7 ein Versuchsprotokoll wiedergegeben werden.

Tabelle 7.

Färbungsintensität der einzelnen Kernbestandteile der Kerne in den Wurzelspitzen von *Allium cepa* mit Säurefuchsin (I) und Toluidinblau (II). Die Anzahl der Kreuze gibt die Färbungsintensität an, ± = gerade noch wahrnehmbar gefärbt, — = ungefärbt.

pH	Karyotin des Ruhekerns		Chromosomen		Kernspindel		Nukleoli		Zytoplasma	
	I	II	I	II	I	II	I	II	I	II
1,19	+++	–	+++	–	+++	–	+++	–	+++	–
2,59	++	±	++	–	+++	–	+++	–	+++	–
3,52	+	+	±	++	++	–	+++	–	++	–
4,35	–	++	–	+++	+	–	++	–	+	±
5,38	–	+++	–	+++	–	+	+	+	–	++
6,33	–	+++	–	+++	–	++	–	++	–	+++

Nach Tabelle 7 besitzen die einzelnen Kernbestandteile folgende isoelektrischen Punkte:

Karyotin des Ruhekerns bei pH 2,5—3,7
Chromosomen bei . . . . . pH 3,0
Kernspindel bei. . . . . pH 4,5—5,0
Nukleoli bei . . . . . pH 5,0—5,5.

Bei den in Alkohol fixierten Zellen der Blattbasis von *Tradescantia virginica* waren die isoelektrischen Punkte etwas mehr nach der

sauren Seite zu verschoben. Die Unterschiede zwischen den einzelnen IEP waren aber ungefähr von derselben Größenordnung.

Nach meinen Ergebnissen dürften also die Befunde von Yamaha kaum zutreffen; denn danach zeigt der IEP der einzelnen Kernbestandteile im Gegensatz zu Yamaha Schwankungen bis zu 3,0 pH-Einheiten. Daraus ergibt sich, daß es nicht zutreffend ist, von dem IEP des Zellkerns zu sprechen. Die von mehreren Autoren in Kataphoreseversuchen (z. B. Yamaha und Ishii, 1933) festgestellten isoelektrischen Punkte für Zellkerne sind nur ungefähre Näherungswerte, die sich beim Ruhekern zum wenigsten aus dem IEP des Karyotins, der Karyolymphe und der Nukleoli zusammensetzen, bzw. wird nur die elektrische Ladung der Grenzfläche Kern-Flüssigkeit gemessen.

Diese Unterschiede der einzelnen Kernbestandteile in ihrem IEP lassen sich leicht zu einer differenzierenden, zytologischen Färbungsmethode auswerten. Naylor (1926) gibt folgende Methode an. Die Schnitte werden in der wässerigen Farblösung gefärbt und dann durch Waschen in Pufferlösungen von verschiedener C_H differenziert.

Nach meinen Erfahrungen kann man an Schnitten durch die Wurzelspitze von *Allium cepa* im allgemeinen eine sehr schöne Mehrfachfärbung auf folgende Art erreichen. Die auf Objektträgern ausgebreiteten Paraffinschnitte werden auf die übliche Art über Xylol- und Alkoholreihen vom Paraffin befreit und in dest. Wasser überführt. Darauf werden die Objektträger mit den Schnitten für 10 Minuten in eine Säurefuchsinlösung von der Zusammensetzung: 6 Teile n/10 CH_3COOH + 3 T. n/10 CH_3COONa + 1 T. Säurefuchsinlösung (1 : 1000 in dest. Wasser) gebracht. Diese Mischung besitzt den pH-Wert 4,3 bis 4,4 (vgl. Tabelle 1). Darauf stellt man die Objektträger für weitere 10 Minuten in eine Lösung von der gleichen Zusammensetzung wie vorher, nur an die Stelle des Säurefuchsins kommt jetzt ein Teil Toluidinblaulösung (1 : 1000 in dest. Wasser). Dann werden die Schnitte die Alkoholreihe wieder schnell hochgeführt und über Xylol in Kanadabalsam eingebettet.

Die so behandelten Schnitte zeigen dann folgende Farbabstufungen. Die Kerne der ausgewachsenen Zellen, z. B. in der Wurzelhaube, sind rein blau gefärbt. In den jungen Zellen ist aber der Nukleolus leuchtend rot, das Kerngerüst je nach Alter der Zellen violett bis blau, das Zytoplasma rotviolett gefärbt. In den Teilungsstadien der Kerne sind die Chromosomen und in der späten Telophase die sich neu bildenden Kerne tiefblau gefärbt und die Kernspindel rotviolett. Besonders

in der frühen Prophase hebt sich der rote Nukleolus gut von den sich bildenden, tiefblau gefärbten Chromosomenfäden ab.

Es ist nun nicht gesagt, daß man bei allen Objekten gerade bei diesem pH-Wert der Farblösung eine gute Mehrfachfärbung bekommt. Andere Objekte haben wahrscheinlich andere isoelektrische Punkte, die nun wieder, wie ich in einem der nächsten Abschnitte zeigen werde, weitgehend von dem verwendeten Fixiermittel abhängen. So bekam ich z. B. mit denselben Farbstoffen an in Alkohol fixierten Zellen der Blattbasis von *Tradescantia virginica* mit Kernteilungsstadien die besten Doppelfärbungen bei einem pH-Wert von 3,53 der Farblösungen. Hier waren die Chromosomen blau, die Kernspindel leuchtend rot und das Zytoplasma violett gefärbt.

Wie man aus dem soeben Beschriebenen ersieht, muß für jedes Objekt und jede Fixierungsart zuerst der günstigste pH-Wert der Farblösungen festgestellt werden.

e) Übertragungsversuche.

Strugger (1935, 36a) konnte in seinen Vitalfärbungsversuchen mit Neutralrot eine reversible Membran- und Vakuolenfärbung erhalten, je nachdem, ob er seine gefärbten Objekte in saure oder mehr alkalische, farblose Pufferlösungen übertrug. Es wäre nun interessant zu wissen, ob diese reversiblen Umfärbungen auch am fixierten Material zu erhalten sind; hier natürlich nicht zwischen Membran und Vakuole, sondern zwischen Membran und Zytoplasma + Zellkern + Plastiden.

In einer Toluidinblaulösung vom pH 7,53 waren in den Zellen der Blattunterseite von *Helodea canadensis* das Zytoplasma, die Plastiden und die Kerne gut gefärbt, während die Membran vollkommen farblos war. Wurde dieses Blatt in eine farblose Pufferlösung von pH 2,42 übertragen, so waren nach 15 Minuten die Membranen sehr gut gefärbt und der Zellinhalt farblos geworden.

Auch die umgekehrte Reihenfolge war möglich; so zeigte die Blattunterseite eines *Helodea*-Blattes in einer Toluidinblaulösung mit dem pH-Wert 2,59 nur reine Membranfärbung. Nach Übertragung in eine farblose Pufferlösung vom pH 9,01 waren nach 15 Min. die Membranen völlig farblos, und der Zellinhalt war gut gefärbt.

Genau dieselben Ergebnisse erhielt ich nicht nur bei Übertragungen in farblose Puffer, sondern auch in Toluidinblaulösungen mit den entsprechenden pH-Werten. So gab z. B. Zellinhalt, der in einer Toluidinblaulösung mit niederer C_H gefärbt war, in einer Toluidinblaulösung mit hoher

C_H seinen vorher gespeicherten Farbstoff gegen das Konzentrationsgefälle an die Membran bzw. an die Farblösung ab. Dasselbe trat auch im umgekehrten Fall ein, die Zellwände gaben bei tiefer C_H der Farblösung auch ihren Farbstoff gegen das Konzentrationsgefälle wieder ab.

Entsprechend der vitalen reversiblen Membran-Vakuolenfärbung, haben wir auch am fixierten Material eine reversible Membran-Plasmafärbung in Abhängigkeit von der C_H der Außenlösung.

Es ist nun allerdings, wie ich noch später ausführen werde, sehr die Frage, ob der Mechanismus dieser reversiblen Färbungen an der lebenden und an der fixierten Zelle der gleiche ist. Bei meinem fixierten Material glaube ich, daß diese Reversibilität auf rein elektrostatischer Grundlage beruht, aber bei der Vitalfärbung können außer elektrostatischen Eigenschaften auch noch Lipoide und andere farbstoffspeichernde, zelleigene Stoffe eine Rolle spielen.

III. Versuchsergebnisse mit einem neutralen Farbstoff.

Vor kurzem berichtete Strugger (1936 b) über eine Vitalfärbung der Chloroplasten von *Helodea canadensis* und *Helodea densa* mit dem Triphenylmethanfarbstoff Rhodamin B.

Ich untersuchte nun das Verhalten von fixiertem Pflanzenmaterial gegen diesen Farbstoff bei verschiedener C_H. Bei der Herstellung der Farblösungen fiel mir schon auf, daß die Puffer nach Zugabe des in doppelt dest. Wasser gelösten Farbstoffes (1:1000) ihren pH-Wert nicht änderten. Bei den von mir untersuchten sauren und basischen Farbstoffen trat vor allem bei den stark verdünnten Pufferlösungen nach Zugabe der Farbe eine Verschiebung des pH-Wertes zur sauren oder zur alkalischen Seite ein. Je größer die Dissoziation des Farbstoffes war, desto größer war auch die Änderung des pH-Wertes der Pufferlösung. So betrug z. B. in einem Fall der pH-Wert eines stark verdünnten Phosphatpuffers 7,53, nach der Zugabe einer Toluidinblaulösung stieg die C_H auf pH 7,11.

Aus dem gegensätzlichen Verhalten des Rhodamin B und der sauren und basischen Farbstoffe schließe ich, daß dieser Farbstoff in dem von mir untersuchten pH-Bereich 2,06—11,67 nicht dissoziiert ist.

Dementsprechend fielen auch die Versuchsergebnisse aus. In dem ganzen pH-Bereich färbten sich an der Oberepidermis von *Allium cepa*

und den *Helodea*Blättern, das Zytoplasma, der Kern und bei *Helodea canadensis* noch die Plastiden, aber nie die Zellmembran. Bei pH 2,06—3,0 war die Färbung etwas schwächer, von pH 3,0—11,0 aber immer von der gleichen Intensität und nahm dann bis zu pH 11,67 wieder etwas ab.

Diese Färbung beruht nicht auf einer elektrostatischen Adsorption, sondern nur auf einem Konzentrationsausgleich; denn nach der Übertragung in die entsprechenden farblosen Pufferlösungen entfärbten sich die Epidermen und die Blätter nach einiger Zeit vollkommen, im Gegensatz zu den mit sauren und basischen Farbstoffen gefärbten Objekten.

Analog dazu konnte auch Strugger (1936) beobachten, daß nach der Übertragung in reines Leitungswasser aus den mit Rhodamin B vital gefärbten *Helodea*-Blättern der Farbstoff wieder austrat.

Darauf untersuchte ich noch die Adsorption des Rhodamin B an Gelatine bei verschiedener C_H. Ich führte die Versuche entsprechend den von mir schon früher beschriebenen aus (Dawert 1937b, S. 348). Die im Photometer gemessene Lichtabsorption der Gelatinefarblösungen war für sämtliche pH-Werte gleich groß.

Aus diesen Befunden geht hervor, daß in den von Strugger durchgeführten Vitalfärbungen mit Rhodamin B erstens der Farbstoff als Molekül durch die Zellwand und die Plasmagrenzschichten gehen muß und zweitens von den Plastiden bzw. der Vakuole nur auf Grund seiner Lipoidlöslichkeit aufgenommen werden kann. Die hervorragende Lipoidlöslichkeit dieses Farbstoffes konnte schon Strugger in seinen Versuchen mit Olivenöl beweisen. Der von Strugger (1936b, S. 118) aufgestellte Satz trifft also vollkommen zu: „Es kann sonach wohl kein Zweifel darüber bestehen, daß der Farbstoff in der lipoiden Phase der Plastiden gespeichert wird[1])".

Das Rhodamin B eignet sich demnach, da vor allem keine elektrostatische Adsorption stattfinden kann, in hervorragendem Maße zum Nachweis von Lipoiden in der pflanzlichen Zelle, allerdings mit einer Ausnahme, auf die ich im Abschnitt über die Gerbstoffe noch näher eingehen werde.

Da sich nun in den Plastiden nur die Chlorophyll führenden Grana färben, dürften die von Strugger (1937) durchgeführten Versuche ein einwandfreier Beweis dafür sein, daß das Chlorophyll in einer lipoiden Phase gelöst ist.

---

1) Im Original gesperrt.

Weiter ergeben aber auch diese Befunde mit Rhodamin B, daß die pflanzliche Zelle imstande ist, Stoffe als Molekül aufzunehmen, und daß die Färbung der Membran, entsprechend der oben aufgestellten Annahme, außer einigen noch später zu behandelnden Sonderfällen, nur erfolgen kann, wenn der Farbstoff in ionisierter Form vorliegt.

IV. Einfluß des Fixiermittels auf die Färbung.

Alle bisher mitgeteilten Versuchsergebnisse sind nur an in 70% Alkohol fixiertem Material gefunden worden. Nun konnte schon Zeiger (1930) an zoologischen Objekten nachweisen, daß der IEP der einzelnen Gewebselemente weitgehend von dem angewandten Fixiermittel abhängt. Diese Verschiebung kann nach Zeiger bis zu 4—5 pH-Einheiten betragen. So wurde der isoelektrische Punkt der Kerne von Fibrozyten des Nackenbandes vom Rind durch folgende Fixiermittel von der sauren zur alkalischen Seite hin verschoben: Kaliumbichromat → Formalin → Alkohol → Sublimat → Salpetersäure → Pikrinsäure → Kaliumbichromat-Essigsäure → Chromsäure.

An pflanzlichen Objekten stellten Yamaha und Ishii (1933) und Yamaha (1936) eine Verschiebung des IEP durch verschiedene Fixiermittel und durch die Einbettung in Paraffin sowie durch die Pufferlösungen (vgl. S. 98) fest. Tabelle 8 gibt einige Ergebnisse von Yamaha (1936, S. 219) wieder.

Tabelle 8.

Änderung des IEP in Pollenmutterzellen von *Lilium speciosum* je nach der Fixierung und der Weiterbehandlung (nach Yamaha 1936).

Chromosomen		
Fixierung mit	nach Schmiermethode	nach Paraffinmethode
Alkohol	pH_i 3,8	4,2
Osmiumsäure ..	3,9	4,6
Zellmembran		
Alkohol.....	pH_i 4,2	3,8
Osmiumsäure ..	3,9	4,2

An in Chrom-Essigsäure und Kaliumbichromat fixiertem Material führte ich dieselben Versuche durch wie an den in Alkohol fixierten Objekten. Die Chrom-Essigsäuremischung bestand aus 0,7 g Chromsäure, 0,5 cm^3 Eisessig und 100 cm^3 dest. Wasser. Das Kaliumbichromat kam in 5% Lösung in dest. Wasser zur Anwendung. Tabelle 9 und

10 geben die mit den Farbstoffen Säurefuchsin und Toluidinblau an der Blattunterseite von *Helodea canadensis* erhaltenen Ergebnisse wieder.

Tabelle 9.

Färbungsintensität der einzelnen Zellbestandteile der Blattunterseite von in Chrom-Essigsäure fixierter *Helodea canadensis*. Spalte I = Säurefuchsin, Spalte II = Toluidinblau.

pH	Membran		Kern		Plastiden		Zytoplasma	
	I	II	I	II	I	II	I	II
1,45	—	—	+++	—	+++	—	+++	—
2,73	—	+	+++	—	+++	—	+++	—
3,45	—	+	+++	—	+++	—	+++	—
4,42	—	++	++	—	++	—	+	—
5,23	—	+++	+	+	+	—	+	—
6,33	—	+++	—	++	—	—	—	—
7,45	—	+++	—	+++	—	—	—	+
9,28	—	+	—	+++	—	+	—	++

Tabelle 10.

Färbungsintensität der einzelnen Zellbestandteile der Blattunterseite von in Kaliumbichromat fixierter *Helodea canadensis*. Spalte I = Säurefuchsin, Spalte II = Toluidinblau.

pH	Membran		Kern		Plastiden		Zytoplasma	
	I	II	I	II	I	II	I	II
1,45	—	+	+	+	+++	—	+++	—
2,73	—	+++	+	++	++	—	++	—
3,45	—	+++	++	+	+	—	+	—
4,42	—	+++	++	+	+	—	+	—
5,23	—	+++	—	++	—	—	—	—
6,33	—	+++	—	+++	—	—	—	+
7,45	—	++	—	+++	—	+	—	+
9,28	—	++	—	+++	—	++	—	++

Die in Tabelle 9 und 10 wiedergegebenen Befunde bestätigen die von Zeiger (1930) an tierischen Objekten erhaltenen Ergebnisse auch für pflanzliche Gewebe. Chrom-Essigsäurefixierung verschiebt die isoelektrischen Punkte nach der alkalischen Seite, Kaliumbichromat nach der sauren Seite, während in Alkohol fixiertes Material ungefähr die Mittelstellung einnimmt.

An der in Chrom-Essigsäure fixierten Oberepidermis von *Allium cepa* trat in den Farblösungen mit höherer C_H als pH 8,5 eine Mazeration auf. Die Mittellamelle der Zellwände wird wahrscheinlich zerstört, so daß sich der Zellverband in die einzelnen Zellen auflöst, die,

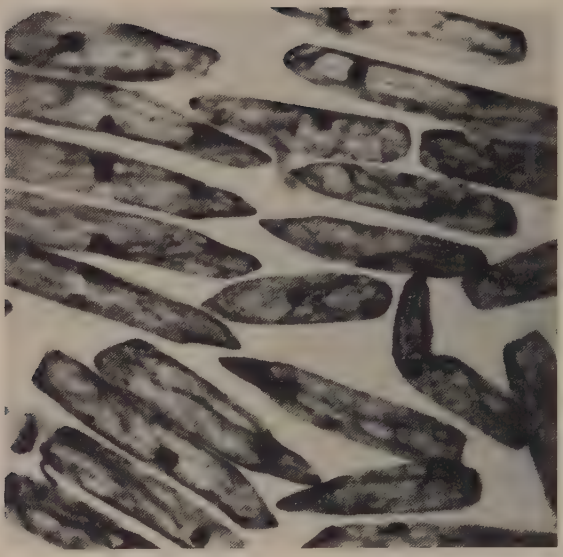

Fig. 1. Oberepidermis der 2. Zwiebelschuppe von *Allium cepa*. 24 Std. in Chrom-Essigsäure fixiert und mit Toluidinblau (pH 10,7) gefärbt, dabei Auflösung der Membran, Kern und Zytoplasma gefärbt. Aufnahme mit Lifa-Grünfilter Nr. 200 b, Objektiv 8 × und Okularperiplanat 10 ×.

wie Fig. 1 wiedergibt, mit basischen Farbstoffen eine sehr gute Kern- und Zytoplasmafärbung zeigen. An den anderen von mir benutzten Objekten konnte ich diese Erscheinung nie beobachten.

An der Blattoberseite von *Helodea canadensis* tritt eine so weitgehende Verschiebung des IEP der Membran ein, daß eine Umladung derselben erreicht werden kann. So färbten sich, wie Fig. 2 belegt, von pH 1,2—3,0 die Zellwände der Blattoberseite mit Säurefuchsin und Lichtgrün an.

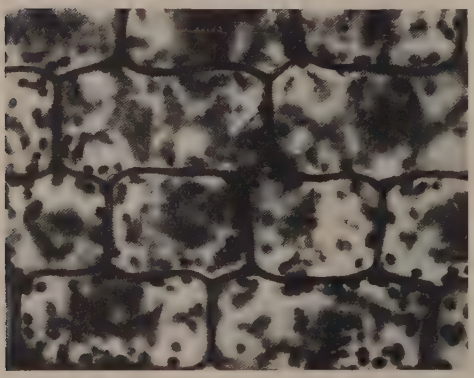

Fig. 2. *Helodea canadensis* in Chrom-Essigsäure fixiert und mit Säurefuchsin (pH 1,45) gefärbt. Blattoberseite: Zytoplasma, Plastiden und Membranen gefärbt. Aufnahme mit Lifa-Grünfilter Nr. 200 b, Objektiv 40 × und Okularperiplanat 10 ×.

Aus diesen mitgeteilten Ergebnissen über die Beeinflussung des isoelektrischen Punktes der einzelnen Zellbestandteile durch die verschiedensten Fixiermittel wird sich wohl auch die von Yamaha beschriebene Abhängigkeit der Färbbarkeit der fixierten Protoplasmastrukturen von der

verwendeten Fixierlösung auf diese Verschiebung des IEP zurückführen lassen.

V. Die Rolle der Gerbstoffe bei der Färbung lebender und toter pflanzlicher Zellen.

Die Versuche mit in Alkohol fixierten Blättchen von *Funaria hygrometrica* führten mit sauren Farbstoffen zu denselben Frgebnissen wie die mit den bis jetzt beschriebenen Objekten, nur daß sie eine mehrstündige Anfärbung brauchten, da die Membranen für die Farbstoffe schwer permeabel sind.

Mit basischen Farbstoffen zeigten dagegen die in Alkohol fixierten Moosblättchen ein ganz anderes Verhalten, u. zw. färbte sich die Membran in dem ganzen pH-Bereich von 1,2—10,8. Dabei wiesen die Membranen bei den einzelnen pH-Werten z. B. mit Toluidinblau ein metachromatisches Verhalten auf. Von pH 1,2—3,0 waren die Membranen blau gefärbt, über pH 3,0 aber sehr intensiv violett.

Auch an lebenden Blättchen verschiedener Leber- und Laubmoose konnte Kressin (1935) feststellen, daß vor allem die Membranen Farbstoffe speichern.

In dem pH-Bereich über 3,0, in dem also nach mehrstündigem Aufenthalt in der Farblösung die Membranen violett gefärbt waren, konnte ich auch eine zeitliche Metachromasie beobachten. Untersuchte man die Blättchen schon nach einigen Minuten Farbstoffeinwirkung, so färbten sich von den Rißstellen aus die Membranen zuerst blau an und wurden dann allmählich nach längerer Farbstoffeinwirkung violett. Wenn ich ein Moosblättchen mit einer Nadel mehrmals durchlöcherte und darauf in eine Toluidinblaulösung von niedrigerer C_H als pH 3,0 übertrug, hatte das Blättchen nach einiger Zeit ein ganz geschecktes Aussehen. Dicht um die Löcher waren die Membranen violett gefärbt, darauf folgte eine Zone mit blau gefärbten Membranen und weiter nach innen waren sie farblos. Nach längerem Aufenthalt in der Farblösung waren dann die Membranen in dem Blättchen einheitlich violett gefärbt.

Aus dem soeben beschriebenen Verhalten der Zellwände von *Funaria hygrometrica* schließe ich, daß hier zwei ganz verschiedene Färbungsmöglichkeiten vorliegen, die sich bei den höheren pH-Werten überlagern.

Da nach einer gewissen Zeit der Farbstoff in den Zellen in Flockenform auftritt, und da bekanntlich die Leber- und die Laubmoose reich an Gerbstoffen sind, ist es vor allem nach den Untersuchungen von Pfeffer (1886) und Brauner (1933) sehr naheliegend, die Gerbstoffe

für dies von der elektroadsorptiven Farbstoffbindung abweichende Verhalten verantwortlich zu machen.

Bei *Funaria hygrometrica* scheint der Gerbstoff vor allem in den Membranen lokalisiert zu sein und deshalb haben wir unter pH 3 eine chemische Niederschlagsfärbung, die durch den blauen Farbton ausgezeichnet ist. Bei den höheren pH-Werten tritt zu dieser Niederschlagsfärbung dann noch, nachdem sämtlicher Gerbstoff durch den Farbstoff abgebunden ist, eine elektroadsorptive Farbstoffspeicherung, die bei Verwendung von Toluidinblau an dem Violettwerden der Membranen erkennbar wird.

Daß es sich hier tatsächlich in erster Linie um Gerbstoffe handelt, geht auch aus folgenden Befunden hervor. Versetzt man ein 2% Tanninlösung mit der wässerigen Lösung eines basischen Farbstoffes, so flockt dieser aus, während die sauren Farbstoffe in Lösung bleiben, die ja auch vollkommen den Gesetzen einer elektroadsorptiven Farbstoffspeicherung folgen. Diese Eigenschaft der basischen Farbstoffe wird in der färbetechnischen Praxis zur Bildung von Farblacken benutzt. In den *Funaria*-Blättchen beruht demnach die Membranfärbung zunächst auf der Bildung eines solchen Farblackes.

Im Gegensatz zu den in Alkohol fixierten *Funaria*-Blättchen zeigen die in Chrom-Essigsäure fixierten Blättchen auch mit basischen Farbstoffen eine rein elektrostatische Farbstoffadsorption. Die Membranen speichern also erst von pH 3,0 an den Farbstoff und in den Zellen treten keine Ausflockungen des Farbstoffes auf. Die Chrom-Essigsäure muß also die Gerbsäuren in eine inaktive Form umwandeln. Dem entspricht auch der Modellversuch mit einer 2% Tanninlösung, die nach Zugabe von Chrom-Essigsäure sofort ausflockt. In diesem Gemisch ist die Chromsäure der fällende Anteil; denn in reiner Essigsäure bleibt das Tannin in Lösung.

Behandelt man nun in Alkohol fixierte gerbstofffreie Objekte, wie die Oberepidermis von *Allium* oder *Helodea*-Blätter mit einer 2% Tanninlösung, so weisen diese auch ein abweichendes Verhalten auf. Bei *Allium* färben sich das Zytoplasma und der Zellkern durch den ganzen pH-Bereich. Die Membran zeigt nur ganz vorübergehend eine Färbung. Ähnlich verhält sich auch *Helodea canadensis*, nur daß hier überhaupt keine Färbung der Plastiden, des Zytoplasmas und des Kernes eintritt, sondern nach einer kurzen, vorübergehenden Anfärbung der Zellwand flockt der ganze Farbstoff unter Entfärbung der Membran im Zellinnern aus. Die Färbung der Zellwände tritt aber nur in dem von dem IEP der Zellwand und dem Umschlagspunkt des Farbstoffes be-

grenzten pH-Bereich auf. Außerhalb dieses Bereiches tritt der Farbstoff in das Zellinnere ein und flockt dort aus, ohne daß eine Färbung der Membranen zu beobachten ist.

Mit Tannin behandelte fixierte *Helodea*-Blätter besitzen also den selben Speicherungstypus wie die lebenden *Zygnemales* (vgl. Pfeffer 1886, Brauner 1933 und Czaja 1936).

Die Zellwände von *Allium* und *Helodea* nehmen keinen Gerbstoff auf, so daß es hier im Gegensatz zu den Moosblättchen zu keiner Niederschlagsfärbung in den Membranen kommt.

Bringt man in Alkohol fixierte mit Tanninlösung behandelte *Helodea*-Blätter für kurze Zeit in Chrom-Essigsäure, so zeigen die Blätter genau wie die in Chrom-Essigsäure fixierten *Funaria*-Blättchen gegen basische Farbstoffe wieder das oben beschriebene Verhalten: also eine rein auf elektrostatischer Grundlage beruhende Farbstoffadsorption.

Aus den beschriebenen Ergebnissen geht hervor, daß die gerbstoffführenden Pflanzen ein ganz spezifisches Verhalten gegen basische Farbstoffe besitzen, so daß es nicht zulässig ist, z. B. von der Aufnahme basischer Farbstoffe durch *Spirogyra* allgemein gültige Gesetze für die Stoffaufnahme überhaupt durch die Pflanze abzuleiten.

Weiter oben sprach ich die Annahme aus, daß das elektrisch neutrale Rhodamin B nur auf Grund seiner Lipoidlöslichkeit in der Pflanzenzelle gespeichert wird. Es blieb nun noch zu untersuchen, ob dies auch für die gerbstoffführenden Zellen richtig ist.

Gibt man zu einer 2% Tanninlösung eine wässerige Rhodaminlösung, so bilden sich sofort Flocken. Das Rhodamin B verhält sich also gegenüber Gerbstoffen genau so wie die basischen Farbstoffe, so tritt auch bei mit Tannin behandelten Objekten eine Farbstoffspeicherung auf. Demnach ist also das Rhodamin B nur für gerbstofffreie Pflanzenzellen als Nachweis für Lipoide zulässig.

VI. „Blockierung" der Färbung lebender und toter pflanzlicher Zellen mit basischen Farbstoffen durch KCl, $CaCl_2$ und $AlCl_3$.

Szüsc (1912), Collander (1921), Brauner (1933) und Bünning (1936) fanden, daß die Aufnahme basischer Farbstoffe durch die mehrwertigen Kationen gehemmt wird, und nach Collander werden die sauren Farbstoffe dagegen in ihrer Aufnahme durch die Zelle etwas gefördert. Die Hemmung nimmt mit steigender Wertigkeit des Kations und steigender Konzentration des Salzes zu.

Daß die Aufnahmehemmung der basischen Farbstoffe nicht auf einer durch $Ca^{\cdot\cdot}$ und $Al^{\cdot\cdot\cdot}$ bedingte Permeabilitätserniedrigung beruht, hat Bünning (1936) einwandfrei bewiesen. Bünning tritt auf Grund seiner Ergebnisse für die auch von den oben erwähnten Autoren vertretene Ansicht einer elektiven Adsorptionsverdrängung ein und lehnt eine Erklärung der Farbstoffaufnahme durch eine durch die elektrische Ladung der Plasmaoberfläche bedingte Farbstoffadsorption ab.

Ich untersuchte nun, ob die oben erwähnten Salze auch auf die Färbung fixierten Materials „blockierend" wirken. Tabelle 11 gibt die erhaltenen Versuchsergebnisse wieder.

Tabelle 11.

Oberepidermis von der 4. Schuppe der Zwiebel von *Allium cepa* (Alkoholfixierung), gefärbt in Methylenblau (gelöst in doppelt dest. Wasser 1:1000), darauf in verschieden stark konzentrierte Lösungen von KCl, $CaCl_2$ und $AlCl_3$ übertragen. Die Kreuze geben an, bei welcher Konzentration die Membranen gefärbt sind. $\pm$ = in den Membranen sind nur die Tüpfel gefärbt, — = Membranen vollkommen farblos.

	Konzentration					
	0,5 n	0,1 n	0,02 n	0,004 n	0,0008 n	0,00016 n
KCl	—	—	$\pm$	+	+	+
pH	4,00	4,32	4,24	4,74	5,24	5,60
$CaCl_2$	—	—	—	$\pm$	+	+
pH	3,81	4,07	4,09	4,25	4,50	5,10
$AlCl_3$	—	—	—	—	$\pm$	$\pm$
pH	3,04	3,49	3,49	3,78	4,37	4,40

Ein Vergleich zwischen Tabelle 11 und der Tabelle 2 von Brauner (1933, S. 200) ergibt eine gute Übereinstimmung. Danach wird also die Aufnahme von basischen Farbstoffen am fixierten Material genau so blockiert, wie an der lebenden *Spirogyra*.

Da die verwendeten Salze nur in ihrem Kation verschieden sind, müßte die Blockierung dem ersten Anschein nach von den Kationen direkt bewirkt werden. Nach Brauner nimmt die Blockierungswirkung mit der Wertigkeit des Kations zu. Ich glaube aber, daß auch hier in erster Linie die C_H der verschiedenen Salzlösungen und die dadurch bedingte elektrische Umladung bzw. Entladung verantwortlich ist; denn betrachten wir uns den basischen Anteil der Salze, so nimmt die Stärke der Alkalität in folgender Reihenfolge ab:

$$KOH > Ca(OH)_2 > Al(OH)_3,$$

der saure Anteil (HCl) bleibt dagegen immer derselbe. Dies muß sich aber auch naturgemäß auf die C_H auswirken und die pH-Werte müssen von $KCl > CaCl_2 > AlCl_3$ abnehmen. Die in Tabelle 11 angegebenen pH-Werte belegen, daß dies tatsächlich der Fall ist.

Wenn diese Auffassung richtig ist, muß man mit den entsprechenden Pufferlösungen dieselben Ergebnisse erhalten. So färbten sich die Membranen an Epidermisstücken derselben Schuppe, wie die zu den Versuchen für Tabelle 11 verwendeten, erst über pH 4,1 mit Methylenblau an.

Man kann nun einwenden, weshalb bleibt die Membran nicht nach der Übertragung in eine 0,1 n KCl-Lösung gefärbt, denn diese besitzt ja einen pH-Wert über 4,1. Dem ist entgegenzuhalten, daß diese Salzlösungen ungepuffert und infolgedessen leicht in ihrer C_H zu beeinflussen sind. So stieg z. B. die C_H einer 0,1 n KCl-Lösung mit dem pH-Wert 4,40 nach Zugabe von einigen Trofen Neutralrotlösung (1:1000) auf pH 3,94. Weiter kann man noch einwenden, daß nach Tabelle 3 der IEP der Zellwand einer Zwiebelepidermis ungefähr bei pH 3,0 liegt. Zu den Versuchen in Tabelle 3 wurden aber Epidermen der äußersten Schuppe verwendet und zu den „Blockierungs"-Versuchen die der vierten Schuppe. Es ist dies wieder ein Beispiel, wie der IEP vom Alter des Gewebes abhängt (vgl. auch Strugger, 1932).

Es war nun noch zu prüfen, ob auch an lebenden *Spirogyren* die Salzlösungen durch Puffer mit der entsprechenden C_H ersetzt werden können. Auch diese Versuche führten zu demselben Ergebnis. Es gilt also auch für die Vitalfärbung, daß die „Blockierungs"-Wirkung von KCl-, $CaCl_2$- und $AlCl_3$-Lösungen auch durch Pufferlösungen mit entsprechender C_H erreicht werden kann.

Czaja (1936, S. 103) hat den Einfluß von $CaCl_2$-Lösungen auf den sogenannten „Suspendierungseffekt" von Ca-Zitrat (auf den ich noch später näher zu sprechen komme) untersucht. Czaja suspendierte 1 g Ca-Zitrat in 50 cm^3 dest. Wasser + 20 Tropfen einer 1%igen Toluidinblaulösung, bzw. in $CaCl_2$-Lösungen von verschiedener Konzentration + Toluidinblau. Dabei fand er, daß nach Absetzen der geschüttelten Suspension der Bodenkörper rotviolett gefärbt war, das Dispersionsmittel aber rein blau. Die Violettfärbung des Bodenkörpers nahm nun mit steigender Konzentration der $CaCl_2$-Lösung an Intensität ab. So blieb der Bodenkörper in einer 0,1n $CaCl_2$-Lösung vollkommen farblos.

Ich wiederholte diese Versuche Czajas außer mit $CaCl_2$- auch mit KCl- und $AlCl_3$-Lösungen, konzentrierten und stark verdünnten Puffer-

lösungen von entsprechender C_H. Auch bei diesen Modellversuchen zeigte der Bodenkörper in der Salzsuspension und der Puffersuspension mit entsprechender C_H, unabhängig von der Konzentration der Pufferlösung, die gleiche Färbungsintensität.

VII. Die Entfärbung gefärbter Membranen lebender und toter Zellen durch KNO_3.

Seit Pfeffer (1886) ist es in der Methodik der Vitalfärbung eine bekannte Tatsache, daß mit basischen Farbstoffen angefärbte Zellwände bei Nachbehandlung mit KNO_3-Lösungen, etwa bei der Plasmolyse, den Farbstoff wieder abgeben. Dieser Farbstoff wird dann z. B. bei der Plasmolyse häufig von der Vakuole gespeichert. Brauner (1933, S. 200) schreibt dazu: „Der Vorgang wurde von P. schon ganz richtig als Adsorptionsverdrängung gedeutet."

Nach den im vorangehenden Abschnitt beschriebenen Ergebnissen ist es aber sehr naheliegend, auch diese Membranfärbung durch die C_H der KNO_3-Lösung und die Lage des IEP der Zellbestandteile, also elektrostatisch zu erklären.

Meine Versuche am toten Material führten zu denselben Ergebnissen, wie sie von der Vitalfärbung her bekannt sind. Übertrug ich z. B. fixierte *Helodea*blätter, die mit einem basischen Farbstoff gefärbte Zellwände besaßen, während die übrigen Zellbestandteile farblos waren, in eine 1 mol KNO_3-Lösung, so entfärbten sich die Membranen und die Plastiden, das Zytoplasma und der Kern speicherten den ganzen Farbstoff. Ich erhielt also dieselben Ergebnisse, wie in den auf S. 101 wiedergegebenen Übertragungsversuchen in Pufferlösungen mit verschiedener C_H.

Auch die von Strugger (1935,36a) beschriebenen Übertragungsversuche mit Neutralrot vitalgefärbter Zwiebelepidermen von dest. Wasser in Leitungswasser zeigten dieselben Befunde, wie eine Plasmolyse mit KNO_3; denn in beiden Fällen ist erst die Membran gefärbt und nach der Übertragung bzw. Plasmolyse die Membran entfärbt und die Vakuole gefärbt. Strugger konnte beweisen, daß in seinen Übertragungsversuchen diese Umfärbungen von der C_H des Außenmediums bedingt sind (vgl. auch Drawert, 1937a).

Wenn die Membranentfärbung durch KNO_3 auch durch die Wasserstoffionenkonzentration verursacht wird, müßte die KNO_3-Lösung alkalisch reagieren; denn nach Strugger liegt an der Oberepidermis von *Allium cepa* der Umschlagspunkt zwischen Membranfärbung und Vakuolenfärbung für Neutralrot bei pH 7,1. Messungen mit der Wasserstoff-

elektrode ergaben für eine 1 mol KNO_3-Lösung auch tatsächlich den Wert pH 7,72!

Für einen endgültigen Beweis, daß auch in diesem Fall in erster Linie die C_H und hier wahrscheinlich nur die C_H verantwortlich zu machen ist, mußte ich nach einem Objekt bzw. Farbstoff suchen, bei dem der Umschlagspunkt Membran-Vakuolenfärbung über pH 8,0 liegt.

Wie mir Herr Dr. Strugger freundlicherweise mitteilte, liegt nach seinen noch unveröffentlichten Untersuchungen an der Oberepidermis von *Allium cepa* bei Verwendung von Toluidinblau der Umschlagspunkt über pH 8,0.

Die von mir durchgeführten Versuche ergaben dann auch bei einer Plasmolyse der mit Toluidinblau (1 : 1000 dest. Wasser) gefärbten Zwiebelepidermen, daß die Membranen gefärbt blieben und der Zellsaft, selbst bei vollkommen abgerundeten Protoplasten, farblos war.

Die mit Neutralrot angefärbten Epidermen wiesen dagegen entsprechend dem Umschlagspunkt für Neutralrot bei pH 7,1 nach der Plasmolyse mit KNO_3 reine Vakuolenfärbung auf. Die Membranen hatten sich vollkommen entfärbt.

Danach dürfte wohl kein Zweifel mehr bestehen, daß die Membranentfärbung durch KNO_3-Lösungen nur auf ihrer C_H und dadurch bedingten elektrischen Ladungsänderungen der Membran beruht.

VIII. Besprechung der Ergebnisse.

Nach Pischinger (1926, 27) beruht die Färbung fixierter tierischer Gewebe mit sauren und basischen Farbstoffen auf einer elektrostatischen Adsorption. Nach den von mir beschriebenen Ergebnissen trifft diese Annahme wohl auch für fixierte pflanzliche Gewebe zu (vgl. auch Naylor, 1926 und Drawert, 1937b). Für diese Auffassung spricht auch das Verhalten pflanzlicher Gewebe gegenüber dem nichtdissoziierten Farbstoff Rhodamin B; denn hier kommt es zu keiner Bindung des Farbstoffes an das Gewebe.

Neben dieser physikalischen Bindung des Farbstoffes spielt natürlich auch noch, wie die Versuche an *Funaria hygrometrica* ergeben haben, die chemische Bindung des Farbstoffes eine Rolle. Im fixierten Material tritt vor allem die Bildung von Farblacken mit Gerbstoffen auf. Im lebenden Objekt haben außer den Gerbstoffen noch die Lipoide für die Farbstoffspeicherung eine große Bedeutung.

Czaja (1934, 35 und 36) erklärt die Färbung der pflanzlichen Zellwand mit seinem „alkalischen Membran- oder Poreneffekt“ und vergleicht diese Erscheinung mit Adsorptionsvorgängen in Modellversuchen an Ca-Zitrat, mit dem „Suspendierungseffekt“. Ich halte diesen Vergleich nicht für treffend; denn wir haben in der Zellwand der lebenden und auch der fixierten Pflanzenzelle ein viel komplizierteres Gebilde vor uns als etwa das einfache Ca-Zitrat. Ein Vergleich wäre zulässig, wenn die Membran aus reiner Zellulose bestehen würde. In Wirklichkeit sind ja aber neben der Zellulose auch noch andere Bestandteile, so auch Ampholyte beteiligt, wie Tabelle 12 belegt.

Tabelle 12.

Zusammensetzung der Zellwände von *Avena*-Koleoptilen (nach Thimann und Bonner, 1933, aus Bonner, 1935).

Substanz	% der Zellwand
Zellulose	42
Pektin	8
Hemizellulose, a)	28
Hemizellulose, b)	10
Eiweiß	12

Wie ich S. 111 zeigte, kann man auch im Modellversuch mit Ca-Zitrat (Czaja 1936, S. 103) die Wirkung des $CaCl_2$ durch Pufferlösungen mit entsprechender C_H ersetzen. Ich untersuchte nun auch den „alkalischen Suspendierungseffekt“ mit der von Czaja beschriebenen Methode. Um auch die alkalischen pH-Werte messen zu können, benutzte ich zum Unterschied von Czaja nicht Chinhydron, sondern eine Wasserstoffelektrode.

Bei Verwendung von im Institut vorhandenem Ca-Zitrat unbekannter Herkunft erhielt ich folgende Ergebnisse:

1 g Ca-Zitrat in 50 cm³ dest. Wasser suspendiert und gut durchgeschüttelt:

Suspension, geschüttelt ..... pH 8,10
Dispersionsmittel, abzentrifugiert .. pH 8,21.

Czaja erhielt folgende Werte:

1 g Ca-Zitrat in 50 cm³ dest. Wasser suspendiert und gut durchgeschüttelt:

Suspension, geschüttelt ..... pH 9,10 } alkalischer Suspen-
Dispersionsmittel, abzentrifugiert .. pH 8,64 } dierungseffekt.

1 g Ca-Zitrat in 50 cm³ 0,25n $CaCl_2$-Lösung suspendiert und gut durchgeschüttelt:

Suspension, geschüttelt ..... pH 8,56
Dispersionsmittel, abzentrifugiert ... pH 8,51

Bei der Verwendung von 0,25n $CaCl_2$-Lösung als Dispersionsmittel wird also nach Czaja der „alkalische Suspendierungseffekt“ aufgehoben.

Die Abweichung meiner Befunde von denen Czajas konnten an dem von mir benutzten Ca-Zitrat liegen, andererseits hat allerdings Czaja seine gefundenen alkalischen pH-Werte mit Chinhydron gemessen. Ich wiederholte deshalb die Versuche mit frisch von E. Merck bezogenem reinsten Ca-Zitrat mit folgenden Resultaten:

1 g Ca-Zitrat in 50 cm^3 dest. Wasser suspendiert und gut geschüttelt:

Suspension, geschüttelt ..... pH 7,03
Dispersionsmittel, abzentrifugiert .. pH 7,10

1 g Ca-Zitrat in 50 cm^3 0,25n $CaCl_2$-Lösung suspendiert und gut geschüttelt:

Suspension, geschüttelt ..... pH 6,09
Dispersionsmittel, abzentrifugiert .. pH 6,10

Die Zahlen sind Mittelwerte aus je 6 Versuchen.

Wie die Zahlen beweisen, konnte ich den von Czaja aufgestellten „alkalischen Suspendierungseffekt" nicht bestätigen. Ein Vergleich mit den in Tabelle 11 wiedergegebenen pH-Werten zeigt, daß wahrscheinlich Ca-Zitrat etwas in Lösung geht und dadurch die C_H des dest. Wassers wie auch der $CaCl_2$-Lösung erniedrigt.

Gegen meine Erklärung der „Blockierungs"-wirkung von KCl-, $CaCl_2$- und $AlCl_3$-Lösungen durch ihre C_H kann man die von Bünning (1936) durchgeführten Versuche mit gepufferten Salzlösungen anführen. Doch ist es wohl kaum möglich, $CaCl_2$- und $AlCl_3$-Lösungen mit Phosphaten abzupuffern, da das $Ca^{\cdot\cdot}$ und das $Al^{\cdot\cdot\cdot}$ sofort als praktisch unlösliche Phosphate ausfallen. Wie mir Herr Dr. Bünning freundlicher Weise mitteilte, handelt es sich in seinen auf S. 94 gemachten Angaben um einen Druckfehler, und zwar wurden die KCl-, $CaCl_2$- und $AlCl_3$-Lösungen so durch Zugabe von Kaliumphosphat reguliert, daß der pH-Wert in allen Lösungen 4,0 und nicht 7,0 betrug.

Ob die nach meiner Annahme durch die KCl-, $CaCl_2$- oder $AlCl_3$-Lösungen bedingte Änderung der elektrischen Ladung der Zellmembran und der Zellkolloide nur auf der C_H der Salzlösungen beruht oder ob sich an dieser Ladungsänderung auch die anderen Ionen beteiligen, müssen weitere Untersuchungen ergeben. Für KNO_3 glaube ich allerdings, daß es nur die $H^{\cdot}$ und die OH' sind.

Pfeffer und die anderen Autoren erklären die Membranentfärbungen durch Salzlösungen mit einer Adsorptionsverdrängung. Das trifft wohl zu, aber in einem anderen Sinn. Nach diesen Autoren sollen die Farbkationen durch die $K^{\cdot}$-, $Ca^{\cdot\cdot}$- und $Al^{\cdot\cdot\cdot}$-Ionen verdrängt werden. Nach den Ergebnissen meiner Versuche werden die Farbionen aber in erster Linie durch die $H^{\cdot}$- und OH'-Ionen verdrängt; denn die elektrische Ladung der Kolloide wird ja durch die Aufnahme bzw. Abgabe von $H^{\cdot}$ bedingt. Es können allerdings auch die anderen Kationen elektrische Ladungsänderungen hervorrufen, doch dürfte das nicht so sehr in Frage kommen, da die

$H^{\cdot}$ durch ihre hohe Wanderungsgeschwindigkeit den anderen Ionen vorauseilen und die freien Ladungen absättigen, ehe die anderen Ionen ankommen.

Wenn Czaja (1936, S. 98 u. f.) die *Spirogyra*-Zelle als besonders brauchbares Objekt für die Klärung des Mechanismus der Farbstoffaufnahme bezeichnet und von dem spezifischen Verhalten der *Spirogyra* aus auf die Aufnahme basischer Farbstoffe durch die lebende Zelle im allgemeinen schließt, so halte ich das, wie ich schon im Kapitel über die Gerbstoffe darlegte, für nicht ganz zutreffend. Gerade bei *Spirogyra* überlagern sich die elektroadsorptive Farbstoffaufnahme und die chemisch bedingte Farbstoffspeicherung in der Zelle. Czaja arbeitete mit sehr verdünnten Toluidinblaulösungen, die sich bald erschöpften, da die *Zygnemales* besonders reich an Gerbstoffen sind.

Nur in dem Sonderfall der *Zygnemales* tritt eine vorübergehende Membranfärbung auf, und zwar nur in dem pH-Bereich, in dem nach elektrostatischen Gesetzen eine Elektroadsorption des Farbkations möglich ist, also zwischen dem IEP der Zellwand und dem Umschlagspunkt des Farbstoffes. Nach beiden Seiten über diesen pH-Bereich hinaus nimmt die *Spirogyra*-Zelle auch den Farbstoff auf und fällt ihn im Zellinnern als Gerbstoffderivat ohne vorangehende Membranfärbung.

Innerhalb des von dem IEP der Zellwand und dem Umschlagspunkt des Farbstoffes begrenzten pH-Bereich adsorbiert nun zunächst die Zellwand das Farbkation, doch ist die Affinität des Farbkations zu dem in der Zelle vorhandenen Gerbstoff größer als seine elektrostatische Bindung an die Zellwand, so daß diese überwunden wird und der Farbstoff im Zellinnern in feinen Partikeln ausfällt. Und nur für diesen Sonderfall trifft der von Czaja beschriebene Ablauf der Farbstoffaufnahme zu. Wie ich im Kapitel V beschrieben habe, kann man diesen Typus der Farbstoffspeicherung auch an fixiertem Material erreichen, wenn man z. B. die *Helodea*-Blätter vorher in einer 2%igen Taninlösung badet.

Wie ich schon oben erwähnte, lehnt Bünning eine Erklärung der Farbstoffaufnahme durch die elektrische Ladung der Plasmaoberfläche ab. Bünning schreibt wörtlich (1936, S. 96): „Aus unseren Versuchen geht auch hervor, daß die schon in der Einleitung gestreifte Ansicht, nach der sich die bevorzugte Aufnahme basischer und saurer Farbstoffe bei alkalischer bzw. saurer Reaktion aus der pH-Abhängigkeit der elektrischen Ladung der Plasmaoberfläche erklärt, nicht richtig sein kann[1]); denn

1) Im Original gesperrt.

beide Arten von Farbstoffen können ja die Plasmamembran unabhängig von der Wasserstoffionenkonzentration permeieren. Daher muß auch der mehrfach eingeschlagene Weg, „den IEP" der Zellen durch Färbungsversuche zu ermitteln, als verfehlt angesehen werden[1])."

Ich stimme dieser Auffassung Bünnings vollkommen zu und glaube, daß die Farbstoffaufnahme neben anderen Faktoren in erster Linie nicht durch die pH-Abhängigkeit der elektrischen Ladung der Plasmaoberfläche zu erklären ist, sondern durch die pH-Abhängigkeit der elektrischen Ladung der einzelnen Zellbestandteile.

So kann auch, wie schon Bünning (1936) und Itzerott (1936) richtig betonen, die Annahme von Rippel (1931), daß die Nitratassimilation der Pilze allein durch „den IEP" bestimmt wird, nicht zutreffen. Das Nitrat dürfte sich genau so wie die Farbstoffe verhalten. Die Nitrataufnahme wird also weniger von der elektrischen Ladung der Kolloide in den Plasmagrenzflächen abhängen als von der Ladung der das Nitrat speichernden Kolloide.

Die Zellwand nimmt dabei anscheinend eine Sonderstellung ein, die sich wohl aus der im Vergleich zum Protoplasma schwachen Pufferung der Zellwand erklärt. Die Zellwand ist in ihrer Pufferung leicht durch das Außenmedium zu beeinflussen, und deshalb ist sie auch bei der Farbstoffaufnahme, im Gegensatz zu den anderen Zellbestandteilen, weitgehend von dem Dissoziationsgrad des Farbstoffes im Außenmedium abhängig, wie wohl meine Versuche vor allem mit Methylviolett und Rhodamin B belegen.

Allein nicht nur die von außen an die Zellen herangebrachten Puffer beeinflussen die elektrische Ladung der Membran, sondern auch das gut abgepufferte an die Zellwand grenzende Zytoplasma, so daß wir vor allem in der lebenden Zelle ein hochkompliziertes System vor uns haben. Es erscheint also fraglich, ob es richtig ist, die ganze Stoffaufnahme mit dem „alkalischen Membran- oder Poreneffekt" zu erklären, der wohl für einfache Modellkörper oder reine Zellulose zutrifft, aber wohl kaum für die Zellwand der lebenden oder fixierten Pflanzenzelle.

Bünning lehnt die Methode, „den IEP der Zelle" durch Färbungsversuche zu ermitteln, ab. Auch hierin stimme ich vollkommen mit der Auffassung Bünnings überein; denn erstens gibt es keinen „IEP der Zelle" und zweitens kann man mit der Färbungsmethode nur die isoelektrischen Punkte der einzelnen Zellbestandteile messen. Daraus erklären sich auch die von Bünning angeführten, abweichenden

1) Im Original gesperrt.

Befunde in der Feststellung des IEP mit der Färbungsmethode und mit Hilfe der Kataphorese durch Yamaha.

Nach meinen Ergebnissen halte ich die Färbungsmethode für den einzig richtigen Weg zur Feststellung des IEP der einzelnen Zellbestandteile und Zellorte. Wie meine Befunde am Zellkern beweisen, besitzen die einzelnen Kernphasen einen ganz verschiedenen IEP. Mit Hilfe der Kataphorese kann man aber nur den ungefähren Durchschnittswert aller im Kern vorhandenen isoelektrischen Punkte bzw. eigentlich nur die elektrische Ladung der Grenzphase Kernwand-Flüssigkeit bestimmen. Ähnlich liegen die Verhältnisse auch bei den anderen Zellbestandteilen, so besitzt z. B. die Mittellamelle einen ganz anderen IEP als die übrigen Bestandteile der Zellwand. Diesen Unterschied kann man nie durch Kataphoreseversuche feststellen, wohl aber durch die Färbungsmethode. Dazu kommen noch technische Schwierigkeiten, da an den Grenzflächen Flüssigkeit — Gefäß (Glas) z. B. immer Strömungserscheinungen auftreten.

Aus dem Gesagten geht hervor, daß die durch Kataphorese ermittelten isoelektrischen Punkte der Plasmaoberflächen für die Farbstoffaufnahme bedeutungslos sind.

Unter der Färbungsmethode verstehe ich natürlich nur die Färbung der Zellbestandteile mit sauren und basischen Farbstoffen. Dann entspricht also dem IEP der pH-Wert, bei dem das Objekt aufhört, saure Farbstoffe aufzunehmen und beginnt, basische Farbstoffe zu speichern. Strugger (1935, S. 120) setzt die C_H, bei der der Umschlag Membran-Vakuolenfärbung eintritt, gleich dem isoelektrischen Punkt der Membran. Wie aus den Ergebnissen meiner Versuche und aus meinen Überlegungen hervorgeht, dürfte diese Annahme nicht zutreffen. Zumal die Membran vorwiegend aus Kohlehydraten besteht, wären die pH-Werte 7,1 oder gar über 8,0 als IEP viel zu hoch.

Daß neben den elektrostatischen Eigenschaften der Zellbestandteile vor allem bei der Farbstoffaufnahme der lebenden Zelle auch noch andere Faktoren eine Rolle spielen können, beweisen der Fall *Spirogyra* und die von Strugger (1936b) durchgeführten Vitalfärbungen mit Rhodamin B.

So kann die Konkurrenz zwischen Membran und Vakuole bei der Vitalfärbung von einer bestimmten C_H ab, ähnlich der Konkurrenz Membran-Plasmafärbung am fixierten Material, elektrostatisch dadurch erklärt werden, daß ein Unterschied in der Höhe des elektrischen Potentials der Membran und desjenigen der Vakuole vorhanden ist. Denn im Ladungssinn kann zwischen Membran und Vakuole kein Unterschied sein, da nach der Lage des Umschlagpunktes Membran-

Vakuolenfärbung anzunehmen ist, daß beide Teile auf der alkalischen Seite ihres IEP liegen.

Danach wären also die Membran und die Vakuole gegenüber dem Farbstoff elektronegativ geladen, aber zwischen Membran und Vakuole besteht eine Potentialdifferenz. Je größer nun diese Potentialdifferenz ist, desto größer ist die Geschwindigkeit, mit der die Vakuole den Farbstoff aufnimmt, so daß es von einem bestimmten Punkt an gar nicht mehr zu einer Adsorption an die Membran kommt.

Dazu kommt noch, daß, wie ich gezeigt habe, die Membranfärbung von der Dissoziation des Farbstoffes im Außenmedium abhängig ist, was bei der Vakuole, ebenso wie beim Plasma in meinem fixierten Material, nicht in dem Maße der Fall ist.

Andererseits kann man aber auch annehmen, daß die elektrostatische Bindung des Farbstoffes an die Membran um so labiler wird, je näher wir durch Änderung der C_H an den Umschlagspunkt des Farbstoffes heranrücken. Enthält das Plasma und der Zellsaft nun viel Lipoide oder Gerbstoffe, so übertrifft die Affinität des Farbstoffes, wie es z. B. bei *Spirogyra* sogar in dem gesamten pH-Bereich der Fall ist, zu diesen zelleigenen Stoffen bei einer bestimmten C_H die elektroadsorptive Bindung des Farbkations an die Membran, und die Vakuole entreißt auf Grund ihrer chemischen Eigenschaften den Membranen den ganzen Farbstoff.

Hier würde der Umschlagspunkt Membran-Vakuolenfärbung einerseits von der Quantität der im Zellsaft vorhandenen Lipoide, Gerbstoffe und anderen Bestandteilen abhängen, andererseits aber auch von dem Umschlagspunkt des Farbstoffes. Je mehr Lipoide usw. im Zellsaft vorhanden sind, desto tiefer zur sauren Seite hin liegt der Umschlagspunkt Membran-Vakuolenfärbung. Je höher der Umschlagspunkt des Farbstoffes im alkalischen Bereich liegt, desto mehr ist der Umschlagspunkt Membran-Vakuolenfärbung nach der alkalischen Seite hin verschoben.

Für diese letztere Auffassung würde z. B. die von Strugger festgestellte Verschiedenheit des Umschlagspunktes Membran-Vakuolenfärbung an der Oberepidermis von *Allium cepa* mit Neutralrot und Toluidinblau sprechen. Der Umschlagspunkt Membran-Vakuolenfärbung liegt hier nach Strugger für Neutralrot ungefähr bei pH 7,1 und für Toluidinblau über pH 8,0, und die Umschlagspunkte der Farbstoffe sind für Neutralrot bei pH 6,8—8,0 und für Toluidinblau bei pH 9,5—10,0.

Für den Anteil der Lipoide und anderer zelleigener Stoffe kann man die Abhängigkeit des Umschlagspunktes Membran-Vakuolenfärbung

von dem Alter der Zellen anführen; denn nicht nur der IEP, sondern auch die Menge dieser zelleigenen Stoffe dürfte durch das Alter beeinflußt sein. So enthalten nach Pfeffer (1886, S. 194) die jungen Wurzelhaare von *Trianea bogotensis* mehr Methylenblau speichernde Stoffe als die ausgewachsenen. Dementsprechend schreibt Strugger (1935, S. 116): „Junge Wurzelhaare zeigen schon in etwas sauerer Lösung als pH 6,4 eine allmähliche Membranentfärbung. Alte ausgewachsene Wurzelhaare dagegen zeigen in dieser C_H keine Membranentfärbung und selbst im alkalischen Bereich geht diese nur sehr langsam vor sich."

Auch die anderen von Strugger mitgeteilten Beobachtungen an Wurzelhaaren von *Trianea bogotensis* kann man zugunsten der letzteren von mir aufgestellten Hypothesen anführen.

Wir könnten uns also den Ablauf der Farbstoffaufnahme durch die Wurzelhaare von *Trianea* folgendermaßen vorstellen:

Die Membran hat den Farbstoff elektrostatisch adsorbiert. Nach Übertragung in ein Medium mit niedrigerer C_H wird diese Bindung lockerer, da wir uns dem Umschlagspunkt des Farbstoffes nähern. Gleichzeitig überschreiten wir die isoelektrischen Punkte des Plasmas und der Vakuole, so daß das Plasma, die Vakuole und die Membran gegenüber dem Farbstoff gleichsinnig geladen sind. Die Affinität des Farbstoffes zu den speichernden Stoffen im Plasma und im Zellsaft überwiegt jetzt die elektroadsorptive Bindung an die Membran. Der Farbstoff wird, da auch elektrostatisch keine Hemmungen mehr vorhanden sind, — denn Membran und Plasma sind ja gleichsinnig geladen, — der Membran entzogen.

Diese auf chemischer Grundlage beruhende Affinität ist nun um so größer, je mehr farbstoffspeichernde Stoffe vorhanden sind.

In Abb. 2b bei Strugger (1935, S. 123) bleibt die Membran an der Spitze, wo das Plasma ruht, länger gefärbt, da ja die Affinität mit steigender Farbstoffaufnahme sinken muß. An den Stellen aber, wo das Plasma strömt, wird immer neues, unverbrauchtes Plasma an die Membranen herangebracht, die Farbstoffaffinität muß also immer auf gleicher Höhe bleiben, folglich werden hier die Membranen schneller entfärbt.

Es dürfte hier also die Annahme Struggers zutreffen, daß die Plasmaströmung zur Aufrechterhaltung eines Quergefälles Zellwand-Vakuole beiträgt und weniger für den Stofflängstransport von Bedeutung ist.

In dem Fall *Trianea bogotensis* und *Allium cepa* kann es sich nur um Lipoide als farbstoffspeichernde Stoffe handeln, da, wie Strugger

angibt und wie ich auch bestätigen konnte (Drawert, 1937a), die Membran-Vakuolenfärbung reversibel ist, d. h. die Membran entreißt wieder nach der Übertragung in ein Medium mit niedrigerer C_H der Vakuole den Farbstoff. Dies kann nie der Fall sein bei Gerbstoffen als farbstoffspeicherndem Faktor, da hier der Farbstoff chemisch in unlöslicher Form an die Gerbsäure gebunden wird. So konnte ich bei den *Zygnemales*, die ja sehr reich an Gerbstoffen sind, keine Reversibilität der Färbung beobachten.

Wenn der Farbstoff aber nur in der lipoiden Phase der Vakuole gelöst ist, dann ist es wohl denkbar, daß nach der Übertragung in ein saures Medium die elektroadsorptive Kraft der Membran die Lösungsaffinität des Farbstoffes gegenüber den Lipoiden überwiegt, so daß das Farbkation den Lipoiden wieder entrissen und elektrostatisch von der Membran gebunden wird.

Daß es sich in den Wurzelhaaren von *Trianea* höchstwahrscheinlich um Lipoide handelt, geht aus der folgenden Angabe von Strugger (1935, S. 111) hervor: „Dabei konnte immer wieder die Tatsache sichergestellt werden, daß der Farbstoff innerhalb einer Minute aus der Membran verschwand und nunmehr im Zellsaft entweder diffus oder, was vorwiegend[1]) der Fall war, in Form von zahlreichen Tröpfchen[1]) gespeichert wurde."

Andererseits kann man aber die von mir oben erwähnten Beobachtungen Struggers an Wurzelhaaren mit Plasmaströmung auch zugunsten einer auf rein elektrostatischer Grundlage beruhenden reversiblen Membran-Vakuolenfärbung auslegen. Auf Grund der Potentialdifferenz Membran-Plasma (Vakuole) absorbiert das Plasma den Farbstoff. Mit steigender Aufnahme des Farbkations muß aber das elektronegative Potential des Plasmas sinken. Da dadurch die Potentialdifferenz Membran-Plasma (Vakuole) kleiner wird, muß sich die Entfärbung der Membran verlangsamen. An den Stellen mit Plasmaströmung wandert dagegen das Plasma mit den aufgenommenen Farbkationen ab und neues Plasma tritt an die Membran heran, die Potentialdifferenz bleibt folglich auf gleicher Höhe, und die Membranentfärbung muß deshalb hier schneller vor sich gehen als an den Membranteilen, die an ruhendes Plasma grenzen.

Wie dem auch sei, diese rein hypothetischen Überlegungen zeigen jedenfalls, daß es vorläufig noch nicht möglich ist, die Farbstoffaufnahme der Zelle, — vor allem der lebenden Zelle — auf einen einheitlichen

1) Im Original nicht gesperrt.

Nenner zu bringen. Es müssen erst durch weitere eingehende Untersuchungen die einzelnen Faktoren genauer analysiert werden, und vor allem müssen an der lebenden Zelle Potentialmessungen zwischen Membran, Plasma und Vakuole durchgeführt werden.

Wie aus dem unterschiedlichen Verhalten der Zellkerne und Zellwände verschieden alter Zellen und der Zellwände der Blattober- und Blattunterseite von *Helodea canadensis* hervorgeht, gibt uns die von mir benutzte Färbemethode vielleicht ein Hilfsmittel in die Hand auch am fixierten Material „protoplasmatische Pflanzenanatomie" im Sinne Fr. Webers (1929) zu betreiben.

Weiter ist auch der Ionenantagonismus, wie die Entgiftungswirkung mancher Ionen im Anschluß an meine Ergebnisse mit KCL, $CaCl_2$, $AlCl_3$ und KNO_3 vielleicht auf die hervorgerufene C_H-Änderung zurückzuführen. Aber auch auf die Plasmolyse und vor allem Deplasmolyse dürfte die C_H des Plasmolyticums einen nicht zu vernachlässigenden Einfluß haben, wie aus den Ergebnissen über die Geschwindigkeit der Farbstoffwanderung und der dazu im umgekehrten Verhältnis stehenden Farbstoffaufnahme in Gelatine zu erwarten wäre (Pischinger, 1927 und Drawert, 1937b).

Einen Teil der diese Fragen betreffenden Versuche habe ich bereits in Angriff genommen.

IX. Zusammenfassung einiger Ergebnisse.

An pflanzlichen Geweben, die in Alkohol fixiert wurden, wird die Abhängigkeit der Aufnahme, Speicherung und Verteilung saurer und basischer Farbstoffe von der C_H untersucht. Die Zellwand färbt sich gewöhnlich nicht mit sauren Farbstoffen. Basische Farstoffe färben die Zellwand nur in dem pH-Bereich, der von dem Entladungspunkt der Zellwand und dem Umschlagspunkt des Farbstoffes begrenzt wird. Das Zytoplasma, die Plastiden und der Zellkern nehmen dagegen unabhängig vom Umschlagspunkt des Farbstoffes die basischen Farbstoffe von ihrem IEP an bis in den stark alkalischen Bereich hinein auf.

Das unterschiedliche Verhalten zwischen Zellwand und Plasma wird dadurch erklärt, daß die Zellwand im Vergleich zum Plasma nur schwach gepuffert ist und deshalb weitgehend von der C_H des Außenmediums und dem Dissoziationsgrad des Farbstoffes im Außenmedium abhängig ist.

Der Ruhekern färbt sich im stark sauren p_H-Bereich nicht nur mit sauren, sondern auch mit basischen Farbstoffen an. Dieses Verhalten erklärt sich aus dem großen Unterschied im IEP der einzelnen Kernphasen, der nach durchgeführten Messungen an der Wurzelspitze von

Allium cepa folgende Größenordnungen besitzt: Gerüstkaryotin bei pH 2,5—3,7 (je nach dem Alter des Kernes); Chromosomen bei pH 3,0; Kernspindel bei pH 4,5—5,0; Nukleolus bei pH 5,0—5,5.

Diese Unterschiede im IEP der einzelnen Kernbestandteile werden zu einer zytologischen Mehrfachfärbung benutzt. Es wird eine einfache Färbungsmethode beschrieben.

Der IEP der fixierten einzelnen Zellbestandteile wird weitgehend vom Fixierungsmittel beeinflußt.

Die elektrostatische Farbstoffaufnahme kann z. B. bei *Funaria*-Blättchen von einer chemischen Bindung des Farbstoffes an Gerbsäuren überlagert werden. Wurden gerbstoffbindende Fixiermittel benutzt, so trat auch bei *Funaria* eine rein elektrostatische Farbstoffspeicherung ein.

KCl-, $CaCl_2$- und $AlCl_3$-Lösungen üben entsprechend den Ergebnissen der Vitalfärbung auch am fixierten Material auf die Färbung mit basischen Farbstoffen eine „Blockierung" aus. Diese „Blockierung" dürfte aber in erster Linie nicht auf einer Adsorptionsverdrängung der Farbkationen durch $K^{\cdot}$-, $Ca^{\cdot\cdot}$- und $Al^{\cdot\cdot\cdot}$-Ionen beruhen, sondern auf einer Adsorptionsverdrängung durch $H^{\cdot}$ (C_H der Salzlösungen) und dadurch bedingten elektrischen Ladungsänderungen der einzelnen Zellbestandteile.

Es konnten Beweise erbracht werden, daß auch die Entfärbung der Membranen mit basischen Farbstoffen gefärbter, lebender und toter Zellen durch KNO_3 auf eine durch die C_H der KNO_3-Lösung bedingte elektrische Ladungsänderung zurückzuführen ist.

In der Besprechung der Ergebnisse wird darauf hingewiesen, daß die Farbstoffaufnahme der lebenden und der fixierten pflanzlichen Zelle in erster Linie ein elektroadsorptiver Vorgang ist, und zwar ist dieser Vorgang von dem IEP der einzelnen den Farbstoff speichernden Zellbestandteile und nicht von dem IEP der Plasmaoberfläche abhängig. Daneben spielen aber vor allem in der lebenden Zelle noch andere physikalische und chemische Faktoren eine große Rolle, wie die Löslichkeitsverhältnisse der Farbstoffe einerseits und Gerbstoff- und Lipoidgehalt der Zellen andererseits.

Literaturverzeichnis.

Bonner, J., Zum Mechanismus der Zellstreckung auf Grund der Micellarlehre. Jahrb. wiss. Bot. **82,** 377 (1935). — Brauner, L., Das kleine Pflanzenphysiologische Praktikum. Teil II. Jena 1932. — Ders., Zur Frage der postmortalen Farbstoffaufnahme von Pflanzenzellwänden. Flora **127,** 190 (1933). — Bünning, E., Über die Farbstoff- und Nitrataufnahme bei *Aspergillus niger*. Flora **132,** 87 (1936). — Collander, R., Über die Permeabilität pflanzlicher Protoplasten für Sulfosäurefarbstoffe. Jahrb. wiss. Bot. **60,** 354 (1921). — Czaja, A. Th.,

Untersuchungen über metachromatische Färbungen von Pflanzengeweben. II. Basische Farbstoffe. Planta **21,** 531 (1934). — Ders., Der Membran- oder Poreneffekt des Absorptionsgewebes und seine physiologische Bedeutung. Planta **24,** 527 (1935). — Ders., Untersuchungen über den Membraneffekt des Absorptionsgewebes und über die Farbstoffaufnahme in die lebende Zelle. Planta **26,** 90 (1936). — Drawert, H., Untersuchungen über den Erregungs- und den Erholungsvorgang in pflanzlichen Geweben nach elektrischer und mechanischer Reizung. Planta **26,** 391 (1937a). — Ders., Untersuchungen über die pH-Abhängigkeit der Plastidenfärbung mit Säurefuchsin und Toluidinblau in fixierten pflanzlichen Zellen. Flora **131,** 341 (1937b). — Gicklhorn, I., Zur Frage der Lebendbeobachtung und Vitalfärbung von Chromosomen pflanzlicher Zellen. Protoplasma **10,** 345 (1929). — Itzerott, D., Über die Bedingungen der Stickstoffaufnahme, vor allem der Nitrataufnahme, bei *Aspergillus niger*. Flora **131,** 60 (1936). — Kolthoff, I. M., Der Gebrauch von Farbindikatoren. Berlin 1926. — Kressin, G., Beiträge zur vergleichenden Protoplasmatik der Mooszelle. Diss. Greifswald 1935. — Michaelis, L., Praktikum der physikalischen Chemie. Berlin 1926. — Naylor, E. E., The hydrogen-ion concentration and the staining of sections of plant tissue. Amer. Journ. of Bot. **13,** 265 (1926). — Pfeffer, W., Über Aufnahme von Anilinfarben in lebende Zellen. Unters. Bot. Inst. Tübingen **2,** 179 (1886). — Pischinger, A., Die Lage des isoelektrischen Punktes histologischer Elemente als Ursache ihrer verschiedenen Färbbarkeit. Zeitschr. f. Zellf. u. Mikrosk. Anat. **3,** 169, (1926). — Ders., Diffusibilität und Dispersität von Farbstoffen zur Färbung bei verschiedenen H-Ionen-Konzentrationen. Arch. f. Zellf. u. mikrosk. Anat. **5,** 347 (1927). — Rippel, K., Quantitative Untersuchungen über die Abhängigkeit der Stickstoffassimilation von der Wasserstoffionenkonzentration bei einigen Pilzen. Arch. Mikrobiol. **2,** 72 (1931). — Strugger, S., Über das Verhalten des pflanzlichen Zellkernes gegenüber Anilinfarbstoffen. Planta **18,** 561 (1932). — Ders., Beiträge zur Gewebephysiologie der Wurzel. Zur Analyse und Methodik der Vitalfärbung pflanzlicher Zellen mit Neutralrot. Protoplasma **24,** 108 (1935). — Ders., Beiträge zur Analyse der Vitalfärbung pflanzlicher Zellen mit Neutralrot. Protoplasma **26,** 56 (1936a). — Ders., Die Vitalfärbung der Chloroplasten von *Helodea* mit Rhodaminen. Flora **131,** 113 (1936b). — Ders., Weitere Untersuchungen über die Vitalfärbung der Plastiden mit Rhodaminen. Flora **131** (1937). — Szüsc, J., Experimentelle Beiträge zur Theorie der antagonistischen Ionenwirkungen. Jahrb. wiss. Bot. **52,** 85 (1912). — Thimann, K. V., und Bonner, J., The Mechanism of the Action of Growth Substance of Plants. Proc. Roy. Soc. London, B. **113,** 126 (1933). — Weber, Fr., Protoplasmatische Pflanzenanatomie. Protoplasma **8,** 291 (1929). — Yamaha, G., Über die Färbbarkeit der fixierten Zellstrukturen. Sc. Rep. Tokyo Bunrika Daigaku Sect. B. **1,** 1 (1932). — Ders. und Ishii, T., Über die Wasserstoffionenkonzentration und die isoelektrische Reaktion der pflanzlichen Protoplasten, insbesondere des Zellkerns und der Plastiden. Protoplasma **19,** 194 (1933). — Ders. und Abe, S., Weiteres über den isoelektrischen Punkt der Bakterien. Sc. Rep. Tokyo Bunrika Daigaku Sect. B **1,** 221 (1935). — Ders., Weitere Beiträge zur Kenntnis über den isoelektrischen Punkt pflanzlicher Protoplasten. Sc. Rep. Tokyo Bunrika Daigaku Sect. B. **2,** 209 (1936). — Zeiger, K., Der Einfluß von Fixationsmitteln auf die Färbbarkeit histologischer Elemente. Versuche mit hochdispersen Farbstoffen. Zeitschr. f. Zellf. und mikrosk. Anat. **10,** 481 (1930).

Druck von Ant. Kämpfe in Jena

Geschichte der Botanik

Von den ersten Anfängen bis zur Gegenwart

Von

Dr. Martin Möbius

emer. Professor der Botanik an der Universität Frankfurt a. M.

VII, 458 S. gr. 8° 1937 Rmk 18.—, geb. 20.—

Inhalt: I. **Wissenschaftliche Botanik.** 1. Die Botanik im Altertum. 2. Die Botanik im Mittelalter. 3. Beginn der Neuzeit. 4. Die Periode der künstlichen Systeme. 5. Die ersten natürlichen Systeme. 6. Die Systematik unter dem Einfluß der Deszendenztheorie. 7. *Kryptogamenkunde.* Allgemeines. 8. Algen. Allgemeines. 9. Flagellaten. 10. Plankton. 11. Schizomyceten oder Bakterien. 12. Myxobakteria und Myxomyceten. 13.—20. Schizophyceen, Peridinales. Diatomales. Conjugatae. Chlorophyceae. Charales. Phaeophyceae. Rhodophyceae. 21.—24. Pilze: Allgemeines: Phycomyceten. Ascomyceten. Basidiomyceten. 25. Flechten. 26.—27. Moose: Allgemeines. Laubmoose. Lebermoose. 28.—33. Pteridophyta: Allgemeines. Lycopodiales. Psilotales. Equisetales. Filicales. Isoetales. 34.—39. *Gymnospermae:* Allgemeines. Coniferae. Gingko. Cycadales. Gnetales. Systematische Stellung der Gymnospermen. 40. Phylogenetische Ableitung der *Angiospermen.* 41.—51. *Morphologie:* Die ältere Anatomie. Die Anatomie im 19. Jahrhundert. Cytologie. Zellmembran. Protoplasma. Zellkern. Inhaltskörper der Zelle. Gewebelehre. Längen- und Dickenwachstum. Pathologische Anatomie. 52.—56. Die Anfänge der *Ernährungsphysiologie.* Die Kohlensäureassimilation. Die Aufnahme des Stickstoffs und der Mineralstoffe. Stoffaufnahme durch die Wurzel (Permeabilität). 57.—64. *Der Stoffwechsel.* Die Stoffausscheidung. Transpiration und Wasserhaushalt. Der aufsteigende und der absteigende Saftstrom. Atmung, Gärung, Chemosynthese. Heterotrophie und Ernährungssymbiose. Die Insektivoren. 65.—69. *Physiologie des Wachstums.* Äußere Einflüsse auf das Wachstum. Innere Ursachen des Wachstums. Teratologie. Cecidiologie. 70.—76. *Bewegungen* im allgemeinen. Autonome Bewegungen. Reizbewegungen im allgemeinen. Tropismen. Nastien. Winden und Ranken. Taxien. 77.—81. Die *Sexualität* der Pflanzen. Die Befruchtung. Bastardierung und Vererbung. Pfropfbastarde. Physiologie und Biologie der Fortpflanzung. 82. Biologie im allgemeinen und weitere Anpassungserscheinungen. 83. *Pflanzengeographie.* 84. *Phytopalaeontologie.* / II. **Angewandte Botanik:** Landwirtschaftliche Botanik. Forstbotanik. Gartenbau. Phytopathologie. Pharmakognosie. / III. **Hilfsmittel der Forschung und des Unterrichts in der Botanik:** Botanische Gärten. Herbarien und Naturselbstdrucke. Abbildungen und andere bildliche Demonstrationen. Lehrbücher und Anleitungen. Die mikroskopische Technik. / IV. Schlußbetrachtungen.

Im Sommersemester 1880 hörte der Verfasser in Heidelberg bei Pfitzer sein erstes botanisches Kolleg. Damals wußte man noch nichts von Mendelismus; man fing erst an, die feineren Vorgänge der Karyokinese zu studieren, und noch glaubte man, daß bei den Phanerogamen das Ei durch eine aus dem Pollenschlauch diffundierende Substanz befruchtet würde. Nach Nägeli lehrte man noch, daß die Stärkekörner und Membranen keineswegs durch Apposition, sondern immer durch Intussuszeptionen wachsen, und nach Sachs, daß das Wasser nur in den Membranen der Holzelemente geleitet wird. Seit jener Zeit hat der Verfasser eine recht beträchtliche Änderung in der botanischen Wissenschaft miterlebt und einen wichtigen Abschnitt in der Geschichte der Botanik aus eigener Erfahrung kennengelernt. Außerdem hat er sich seit 40 Jahren stets gern mit historischen Fragen in der Botanik beschäftigt.

Nach Aufgabe seiner akademischen Tätigkeit war also Professor Möbius sehr wohl berufen, eine „Geschichte der Botanik" zu schreiben. Er behandelt darin die ganze Botanik von Anfang an bis jetzt, und zwar in allen ihren Fächern. Der wichtigste und größte Abschnitt ist der als „Wissenschaftliche Botanik" bezeichnete. Die geschichtliche Darstellung der „angewandten Botanik" wird gewiß vielen erwünscht sein, und der Abschnitt „Hilfsmittel der Forschung und des Unterrichts" enthält mancherlei bisher noch wenig Beachtetes. In „Anmerkungen" werden besonders die nicht immer leicht zu erfahrenden Personalien der Autoren erwähnt.

Bei seiner Darstellung kam es dem Verfasser weniger darauf an, die Leistungen der einzelnen Botaniker zu schildern, als vielmehr zu zeigen, wie sich die einzelnen Fächer weiter entwickelt haben.

Verlag von Gustav Fischer in Jena

Einführung in die Kaltsterilisationsmethode

Für den Gebrauch in botanischen, zoologischen, medizinischen, biologischen und biochemischen Laboratorien

Von

Dr. rer. nat. Gg. Schweizer

Privatdozent für Botanik

Mit 23 Abbildungen im Text und 2 Tafeln

VII, 74 S. gr.8° 1937 Rmk 4.—, geb. 5.—

Inhalt: Einleitung. / I. **Das Prinzip der Kaltsterilisation.** / II. **Die Apparatur für die Kaltsterilisation und ihre Bedienung.** / III. **Sterilisationsmittel und ihre Anwendung:** Sterilisation in Spezialfällen. Sterilisation von Instrumenten, Verbandstoffen usw. / IV. **Herstellung von Nährböden und Kulturmethoden.** 1. Reaktion der Nährböden. 2. Nährböden aus festem natürlichen Substrat (Mullseidenmethode). 3. Nährböden aus festem natürlichen Substrat mit Gelatineüberzug für Bakterien und Schleimpilze usw. 4. Nährböden aus Flüssigkeiten in Verbindung mit Gelatine für Plattenkulturen. 5. Gelatinenährböden für Stich- und Strichkulturen. 6. Agarnährböden für Platten-, Stich- und Strichkulturen. 7. Gallertnährboden unter Zuhilfenahme von Pektin. 9. Sterile Kultur höherer Thallophyten und Kormophyten. 10. Anaerobenkulturen. 11. Gewebezüchtungen. / Literaturverzeichnis.

Es gibt keine Disziplin unter den biologischen Wissenschaften, welche aus der künstlichen Kultur der Mikroorganismen nicht schon Nutzen gezogen hatte. Die physiologischen Erfahrungen, die an Bakterien, Pilzen usw. bei ihrer künstlichen Kultur im Laufe der Zeit gesammelt worden sind, rechnet man mit zu den hervorragendsten Ergebnissen der modernen Physiologie und der Kulturtechnik. So vieles verdanken wir den künstlichen Züchtungen von Kleinlebewesen; es sei nur kurz der Lehre von der Assimilation des Luftstickstoffs, von der Verarbeitung der Kohlensäure ohne Chlorophyll, der Nitrifikation und der Denitrifikation gedacht, weiter der verschiedenen Gärungen, der Untersuchungen über Elektion der Nährstoffe, der Adaption an Gifte, Narkotika und andere Stoffe, der Lehre von den anaeroben Lebewesen, der Chemotaxis, der Notwendigkeit bestimmter anorganischer Nährstoffe zur Umformung in organische Körper, der Einblick in die Assimilation und Atmung usw. Namentlich verdanken wir der künstlichen Kultur auch die Erfahrungen über die Wirkung der pathogenen Mikroorganismen in toxischer und enzymatischer Beziehung auf andere Lebewesen (Menschen, Tiere und Pflanzen), sowie Aufschlüsse über deren Vorkommen und Verbreitung und noch vieles Andere.

Gegenüber der Vielzahl von Mikroben in der Natur ist aber erst eine geringe Anzahl endgültig erforscht. Gewisse Arten künstlich weiterzuzüchten, ist bis jetzt überhaupt noch nicht gelungen, und zwar sind es namentlich solche, die ein parasitisches Leben führen. Bei Fehlschlägen in der künstlichen Kultur vieler Parasitärpilze und Bakterien liegt es meist an den Methoden, die trotz aller Verbesserungen immer noch Mängel aufweisen. Insbesondere sind es die Sterilisationsmethoden, die zu Enttäuschungen führen, und doch ist es neben der richtigen Zusammensetzung der Nährböden gerade die Art ihrer Sterilisation von größter Bedeutung bei der Reinkultur von Mikroorganismen.

Bei der hier beschriebenen „Kaltsterilisation" handelt es sich um eine vom Verfasser in vieljähriger Praxis selbst erarbeitete, jahrelang erprobte und sehr erfolgreiche Methode, mit der er bereits eine ganze Reihe von Mikroben — hauptsächlich Parasiten — züchten konnte, deren künstliche Kultur vordem noch nie gelang.

Infolge zahlreicher Anfragen und Bitten aus allen naturforschenden und medizinischen Kreisen macht Schweizer nunmehr zunächst mit dieser „Einführung" seine äußerst wichtige und bedeutungsvolle neue Sterilisationsmethode allen wissenschaftlichen Interessenten zugänglich. Besonderen Wert legte der Verfasser auf die Methodik; er hat alles Notwendige eingehend und möglichst leichtverständlich auch an Hand von Zeichnungen dargestellt, damit auch der, der bei der Erlernung der Sterilisationstechnik und der Nährbödenzubereitung noch etwas unsicher ist, das Buch mit Nutzen zu Rate ziehen kann.